1944 № 5

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'UNION DES REPUBLIQUES SOVIÉTIQUES SOCIALISTES

SÉRIE BIOLOGIQUE



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1944

Известия Академии Наук СССР, серия биологическая

СОДЕРЖАНИЕ

CONTENTS

Printed in Soviet Union



Академик А. А. Борисяк
(1872—1944)

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADEMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук № 5, 1944 Classe des sciences biologiques

ПАМЯТИ АКАДЕМИКА АЛЕКСЕЯ АЛЕКСЕЕВИЧА БОРИСЯКА

(22 VII 1872 — 25 II 1944)

Р. Ф. ГЕККЕР

В начале текущего года Академия Наук СССР и ее Палеонтологический институт понесли невозместимую утрату. 25 февраля скончался академик Алексей Алексеевич Борисяк, директор и основатель Палеонтологического института и один из наиболее деятельных членов Академии. В лице покойного А. А. Борисяка советская палеонтология потеряла своего главу, а мировая палеонтологическая наука лишилась одного из виднейших своих деятелей.

С нашей Академией Наук А. А. был связан уже давно — с тех пор, как он начал заниматься ископаемыми млекопитающими. До того и одновременно с первым периодом своей деятельности в Академии А. А. вел большую научную и организационную работу в Геологическом комитете (с 1896 по 1932 г.), а также в Ленинградском Горном институте, где был преподавателем, а затем профессором на протяжении почти 20 лет.

В лице А. А. от нас ушел не только крупный передовой ученый, стоявший в понимании задач и проблем палеонтологии на голову выше многих своих товарищей, но и талантливый лектор, основатель новых курсов в высшей школе, неутомимый организатор и общественный деятель.

На всех этих разнообразных поприщах за А. А. значатся большие заслуги — одна из главнейших относится к академическому периоду его деятельности, когда А. А., оставив работу в Геологическом комитете и Горном институте, целиком отдался научной и организационной деятельности в Академии Наук. Развитие отечественной эволюционной палеонтологии и создание в целях ее разработки Палеонтологического института АН СССР — явились венцом неутомимой, всегда и всюду плодотворной, почти пятидесятилетней деятельности А. А.

С Академией Наук А. А. был официально связан лишь с 1918 г., когда поступил в ее Геологический и Минералогический музей. Но еще до этого А. А. был привлечен к созданию остеологического отдела в названном музее его директором акад. Ф. Н. Чернышевым. С 1921 по 1925 г. А. А. исполнял обязанности директора Геологического отделения Геологического и Минералогического музеев АН, с 1925 г. был заведующим остеологическим отделом Геологического музея, а с 1930 г. по конец своей жизни — директором Палеонтологического (первоначально Палеозоологического института). В 1923 г. А. А. был избран в члены-корреспонденты, а в 1929 г. — в действительные члены Академии Наук.

Академический период жизни А. А. явился естественным развитием, продолжением и завершением всей его деятельности вне Академии. Вкратце остановимся на ней.

В роду А. А. уже имелись геологи. Его дед, Никифор Дмитриевич Борисяк, был профессором геологии в Харьковском университете. Отец А. А., Алексей Никифорович, был инженером, работал на постройках железных дорог, слыл прекрасным чтецом-декламатором. Мать А. А. была человеком очень музыкальным. Все три сына их, из которых А. А. был старшим, — были людьми одаренными, с серьезными интересами и музыкальными.

А. А. родился 22 июля 1872 г. на Украине, в г. Ромны; окончил гимназию в 1891 г. в Самаре и в том же году поступил на естественное отделение Петербургского университета. Однако в конце первого учебного года он перевелся в Горный институт, который и окончил в 1896 г. с занесением на золотую доску.

По окончании института А. А. поступил в Геологический комитет, но в то же время продолжал свое образование в области зоологии в Петербургском университете. В 1898—1899 г. А. А. был ассистентом на кафедре палеонтологии Горного института.

Деятельность А. А. в Геологическом комитете началась под руководством акад. А. П. Карпинского, его учителя по Горному институту, акад. Ф. Н. Чернышева и проф. С. Н. Никитина. А. А. была поручена геологическая съемка в Изюмском уезде Харьковской губернии. Уже в 1905 г. в „Трудах“ Геологического комитета был опубликован большой том под скромным названием „Геологический очерк Изюмского уезда“, далеко не отвечающим богатому содержанию тома. Этот первый крупный геологический труд А. А. представляет результат обработки огромного фактического материала, собранного как самим А. А., так и двумя его старшими товарищами по работе, погибшими в поле при ее выполнении. Работа А. А. получила высокую оценку за проведенный в ней тонкий анализ физико-географических условий отложения осадков и жизни морской юрской фауны, а также за детальное восстановление истории поднятий Донецкого кряжа.

Следующие по времени, более продолжительные геологические работы А. А. протекали в Крыму. Прогрессировавшая болезнь (туберкулез позвоночника) вынудила А. А. после 1912 г. прекратить полевые геологические исследования.

В эти годы А. А. был избран преподавателем в Ленинградский горный институт, где ему было поручено чтение курса исторической геологии (профессором А. А. стал в 1921 г.). С этого момента начинается чрезвычайно плодотворный педагогический период деятельности А. А., в продолжение которого он не прекращал вести интенсивную научную, а также организационную работу в Геологическом комитете, а затем и в Академии Наук. Ученик и преемник Карпинского по кафедре в Горном институте, А. А. становится и его идейным преемником в области палеогеографии и свой совершенно новый курс исторической геологии строит на передовых концепциях того времени — на теории геосинклиналей Ога. А. А. развивает и углубляет эту теорию, и его речь „Теория геосинклиналей“, напечатанная в „Известиях“ Геологического комитета в 1924 г., несмотря на свою краткость, становится классическим произведением в области теоретической геологической мысли. Строя свой курс исторической геологии (выдержавший 4 издания), А. А. выделяет из него специальный курс „Палеофаунистики“ (изданный в 1919 г.) и переходит далее (в 1921 г.) к чтению совершенно новых курсов „Геологии России“ (Европейской России и Урала) и „Геологии Сибири“ (изд. в 1923 г.). По инициативе А. А. на его кафедре исторической геологии его ученик и, в дальнейшем, преемник, проф. Д. В. Наливкин читает также совершенно новый курс „Учение о фациях“ (с 1922 г.), а позже здесь же впервые читается связанный с только что названным курс „Палеоэкологии“.

Курс геологии Сибири профессора А. А. Борисяка был не только предметом, читавшимся в высшей школе: представляя первую сводку по геологии Сибири, он сыграл выдающуюся роль в деле познания и дальнейшего изуче-

ния геологического строения этой тогда еще слабо исследованной огромной территории Азии.

В двадцатых годах А. А. был также профессором в Географическом институте, а с 1939 по 1942 г. — заведующим кафедрой палеонтологии в Московском Государственном университете.

Перейдем к рассмотрению палеонтологических работ А. А. и его деятельности в области отечественной палеонтологии.

Первое серьезное знакомство А. А. с ископаемыми остатками — мезозойскими, притом преимущественно юрскими беспозвоночными — имело место во время его первых работ в Харьковской губернии. Этот материал и лег в основу серии монографий А. А. по пелециподам юрских отложений России (5 выпусков, с 1904 по 1917 г.) и его монографии по донецким юрским головоногим (1908 г.).

Уже эти первые палеонтологические труды создали А. А. имя передового палеонтолога. Успех А. А. явился в значительной степени следствием того, что он, получив одновременно геолого-палеонтологическое и зоологическое образование, подошел к палеонтологическому материалу с совершенно необычным для большинства палеонтологов арсеналом знаний. Широкая биологическая подготовка А. А. дала ему возможность предпослать этой первой серии палеонтологических работ специальный труд под названием „Введение в изучение ископаемых пелеципод“ (1899 г.), что является чрезвычайно показательным. В ней начинающий палеонтолог Борисяк ставит вопрос о необходимости пересмотра всего материала по ископаемым пелециподам на основе новых данных сравнительной анатомии и онтогении этого класса моллюсков. Это „Введение“ ясно показывает сложившиеся уже тогда передовые взгляды А. А. на палеонтологию как на биологическую науку. Интерес в области зоологии и, в частности, в области современных моллюсков проявлялся у А. А. и в дальнейшем, во время его жизни в Крыму. А. А. принимал участие в работах Севастопольской биологической станции и дал статьи о пелециподах черноморского планктона и о тератологических явлениях у раковин мидий. В то же время А. А. пишет свой „Курс палеонтологии“ (в двух частях — беспозвоночные и позвоночные; издан в 1905—1906 гг.). Этот курс, через который красной нитью проходит идея эволюции в дарвиновском понимании, точно отражает научное лицо своего автора, палеонтолога-биолога.

Кроме указанных крупных работ по юрским моллюскам, перу А. А. принадлежат еще несколько статей по пелециподам преимущественно мезозойских отложений Крыма, Кавказа, Сибири и Средней Азии, а также статья о меловых раках.

Все эти палеонтологические работы написаны А. А. до 1916 г. Позже к изучению ископаемых беспозвоночных он сам никогда не возвращался, так как с 1908 г. занялся ископаемыми позвоночными.

Вымершими беспозвоночными А. А. интересовался в дальнейшем лишь в связи с постановкой изучения фаун беспозвоночных всех геологических систем и в связи с глубоким изучением отдельных их групп и филогенетических ветвей в эволюционном разрезе. Работы первого из указанных двух направлений палеонтологических исследований, имеющие первоочередное назначение помочь геологу-стратиграфу, были чрезвычайно широко развернуты с начала советского периода в Геологическом комитете, в его палеонтологической секции, которую возглавлял А. А. Работы же по эволюции ископаемых беспозвоночных и смежным теоретическим вопросам были развиты А. А. в созданном им академическом Палеонтологическом институте.

В 1908 г. в Севастополе, где жил А. А., была открыта богатая, хорошей сохранности гиппарионовая фауна. Прекрасно выполненная обработка этой фауны, за которую А. А. был удостоен первой ахматовской премии, переросла в крупные работы по палеонтологии млекопитающих и определила основные научные интересы и организационную деятельность на весь

последующий период жизни А. А. Став одним из первых наших палеонтологов, занявшихся в XX веке изучением наземных млекопитающих, А. А. сделался главою палеонтологии млекопитающих и палеонтологии позвоночных вообще у нас в Союзе и одним из наиболее крупных и уважаемых палеомаммалогов мировой науки.

Исключительных успехов в области палеонтологии позвоночных А. А. достиг организацией систематических поисков и раскопок костных остатков в различных частях громадной территории нашего Союза; за сборами материала следовали стадии кропотливой препарировки, тщательного изучения и монтировки скелетов.

В остеологическом отделе академического Геологического музея и, в дальнейшем, в Палеозоологическом и Палеонтологическом институтах А. А. стал собирать вокруг себя лиц, начинавших работать по палеонтологии позвоночных как млекопитающих, так и пресмыкающихся, земноводных и рыб. Работы А. А. и его сотрудников оказывали большое влияние на постановку работ по палеонтологии позвоночных в новых научных центрах: в Киеве (Украинская академия наук), Тбилиси, Баку и др. Их организующая роль, не говоря уже о научном значении, вышла также за пределы нашей страны. Первые работы А. А. по древнетретичным млекопитающим Казахстана явились толчком и послужили путеводной звездой для шведских и крупных американских экспедиций в Центральную Азию. Открытия этих экспедиций составили целую эпоху в истории палеонтологии позвоночных.

Трудами А. А. и его сотрудников было открыто и описано большое число (больше 10) неизвестных ранее фаун пермского, триасового и третичного возраста в „немых“ континентальных отложениях. Эти интереснейшие новые материалы имели огромное значение для понимания путей эволюции наземных позвоночных. Они же позволили дать геологическую датировку многих континентальных толщ и восстановить палеогеографическую обстановку их образования. Параллельно с изучением ископаемых остатков в институте было положено начало изучению и самих местонахождений.

Личные работы А. А. охватили шесть третичных фаун млекопитающих, среди них пять совершенно новых. Более узкою специальностью А. А. были копытные — носороги, анхитерии, халикотерии; кроме того, он обрабатывал остатки мастодонтов, ископаемых медведей и некоторых других млекопитающих.

Работы А. А. по ископаемым млекопитающим, в особенности его последние исследования, представляют образец углубленных палеонтологических исследований. А. А. давал подробное морфологическое описание скелетных остатков, путем функционального анализа особенностей их строения выяснял экологию вымерших форм, устанавливал их филогенетические связи, ход развития отдельных ветвей; останавливался на вопросах о центрах формообразования и направлениях миграций наземных третичных фаун. А. А. неоднократно выезжал за границу для изучения сравнительных материалов в западноевропейских музеях, читал там доклады, при встречах с западноевропейскими и американскими учеными обсуждал и решал назревшие вопросы палеонтологии млекопитающих и строящейся на ней стратиграфии континентальных толщ.

Ископаемые остатки позвоночных, обработанные А. А. и его младшими товарищами по специальности, поступали затем в музей при Палеонтологическом институте. Организации музея ископаемых животных, в первую очередь позвоночных, А. А. всегда придавал большое значение и созданию своего, академического музея, на первых порах его развития, уделял очень много времени. А. А. был одновременно ученым и популяризатором науки, — а музеи представляют одно из лучших средств распространения знаний. Вторым средством является популярная и переводная литература, — и А. А. принадлежат большие заслуги и в этой области (биография В. О. Ковалевского, статья

„Русские охотники за ископаемыми", подготовка к печати книг Кювье, Долло, Депере, Ланкестера и др., многочисленные статьи в журнале „Природа" и др.). А. А. был блестящим популяризатором.

До сих пор мы рассматривали преимущественно личную научную деятельность А. А. Перейдем к освещению роли А. А. как создателя и руководителя академического Палеонтологического института и главы советской палеонтологии.

В Академию Наук А. А. вошел как палеонтолог позвоночных. До избрания в академики он занимался в Академии лишь палеонтологией позвоночных. Сейчас же после выборов, А. А., являвшийся единственным академиком-палеонтологом, подает записку о необходимости создания в Академии Наук СССР специального Палеонтологического института, задачей которого являлось бы изучение на биологической основе как вымерших позвоночных, так и беспозвоночных, а также организация систематических раскопок. Появление этого проекта объясняется тем, что А. А. не был удовлетворен большими успехами в области палеонтологии, которых при его непосредственном участии добился Геологический комитет; ему, с его большим опытом и широким кругозором, была совершенно ясна необходимость палеонтологии как самостоятельной биологической науки о развитии жизни на земле и законах, управляющих этим развитием. Мысль о создании особого академического палеонтологического института возникла еще у акад. П. П. Сушкина, бывшего директором Северодвинской галлереи пермских рептилий и амфибий имени проф. В. П. Амалицкого, в том же Геологическом музее Академии Наук. После смерти акад. Сушкина А. А. поднимает вопрос о создании Палеонтологического института. Предложение А. А. получило одобрение, и в 1930 г. в системе Академии Наук СССР был создан палеозоологический институт.

Ядро нового института составили остеологический отдел и Северодвинская галлерея с их немногочисленными сотрудниками. В него перешли также работы по ископаемым насекомым и иглокожим; вскоре были начаты исследования по брахиоподам и моллюскам. Группа работников по беспозвоночным значительно усилилась после перевода института в Москву: в него влились новые сотрудники по брахиоподам, мшанкам, кораллам, пелециподам, аммонитам и фораминиферам. В специальную группу обособились работы по палеоэкологии.

Институт А. А. рос и самоопределялся. Проводившиеся в нем работы над отдельными группами вымерших животных стали существенно отличаться от обычных, чисто описательных палеонтологических работ. Кроме описания новых и ревизии ранее описанных форм, в них рассматривались непосредственные филогенезы, в особенности если удавалось на окаменелом скелете проследить онтогенез; там, где было возможно, выяснялось функциональное значение отдельных частей и морфологических особенностей скелета, вскрывалась связь ископаемого организма со средою его обитания, освещалась обстановка формообразования и устанавливались закономерности эволюционного процесса. Палеоэкологические работы укрепились в направлении палеосинэкологических исследований целых ископаемых бассейнов и отдельных богатых местонахождений.

А. А. чрезвычайно целеустремленно вел свой институт по взятому направлению биологической — эволюционной и экологической — палеонтологии. Он стал трибуном этого единственно правильного направления в палеонтологии, по отношению к которому все остальные направления являются подсобными или же представляют начальные стадии работы палеонтолога. А. А. принадлежит большое число программных и итоговых статей, в которых он разъяснял значение палеонтологии для биологии и ге логии, различные направления в ней и неуклонно пропагандировал необходимость развития нашей науки на эволюционной, дарвиновской основе.

Итог своих мыслей за почти полувековой период работы в области палеонтологии А. А. изложил в статье „Основные проблемы эволюционной палеон-

тологии", написанной незадолго перед смертью (в 1943 г.). В этой статье А. А. подробно рассматривает и конкретизирует основные проблемы, которые стоят перед современной палеонтологией и диктуются ходом ее развития. Это: проблема взаимоотношений организма и среды, проблема филогенеза с проблемой соотношений онтогенеза и филогенеза и, наконец, проблема становления вида.

А. А. не остановился на создании крупного палеонтологического центра во Всесоюзной Академии Наук; как и прежде, он не переставал заботиться о положении палеонтологии во всем Союзе. Для этих целей А. А. были организованы и проведены при Палеонтологическом институте АН два совещания общесоюзного значения: одно по вопросу организации палеонтологической службы в Союзе и другое — по вопросу преподавания палеонтологии в высшей школе.

Далее, А. А. энергично продвигает составление многотомной сводки „Палеонтология СССР" и организует издание реферативного журнала „Палеонтологическое обозрение".

Таковы результаты разносторонней и чрезвычайно плодотворной деятельности А. А. в области палеонтологии в Академии Наук СССР и вне ее, за которую он был удостоен Сталинской премии.

Однако А. А. был ученым-организатором не только в области своей науки; он никогда не ограничивал свою деятельность рамками своей научной специальности. А. А. являлся, вместе с тем, и крупным организатором-общественником. Особенно велика и разностороння была организационная деятельность А. А. в Академии Наук. После избрания его в действительные члены А. А. с головой уходит в сложную жизнь Академии. Около 10 лет он является членом Президиума АН, ряд лет — академиком-секретарем отделения физико-математических наук, председателем геологической группы, заместителем председателя геологической ассоциации и позже заместителем академика-секретаря отделения биологических наук. А. А. избирается председателем самых различных комиссий и является обязательным и активным членом многих других.

Таков неполный перечень разнообразнейших дел и достижений академика А. А. Борисяка.

А. А. был незаурядным, богато одаренным и на редкость трудолюбивым человеком. А. А. обладал широким научным кругозором, и поэтому личность его была многогранна, а деятельность многосторонняя. А. А. был всегда неутомим, никогда не довольствовался достигнутым, все время шел вперед в первых рядах ученых нашей страны.

А. А. был талантливым ученым. Дарвин, В. Ковалевский и Карпинский являлись его учителями. Они научили А. А. высоко нести знамя науки, развивать ее на основе передовых идей, бороться за них. Огромные возможности, которые перед геологией и палеонтологией открывают необъятные просторы Советского Союза, и достижения нашей науки, умножать которые А. А. считал себя призванным, сделали его большим патриотом своей родины. Залогом научных успехов А. А. являлось то, что он обладал историческим чутьем и не переставал пополнять свои знания до последних дней своей жизни как в области своей горячо любимой науки, так и в области философии.

А. А. был талантливым, умелым учителем как в высшей школе, так и в своем институте. Своими учебными курсами в Горном институте он просвещал и организовывал всех геологов нашей страны для новых открытий в области геологии и познания недр. Своими палеонтологическими работами А. А. внедрял и внедрил у нас эволюционное направление в науке. Велика также роль А. А. как популяризатора научных знаний.

А. А. был талантливым организатором в своей научной области, а также далеко за ее пределами. Создание многочисленных совершенно новых курсов по кафедре исторической геологии Ленинградского горного института, неви-

данный размах палеонтологических работ в Геологическом комитете и создание специального института эволюционной палеонтологии в Академии Наук — таковы лишь основные результаты неутомимой плодотворной научно-организаторской деятельности А. А.

А. А. был крупным общественником: он никогда не замыкался в рамки своей науки; много труда и здоровья А. А. положил сперва на правильную организацию преподавания в Горном институте, где был деканом, затем в Геологическом комитете и, в особенности, в Академии Наук.

При слабом здоровье, которым всегда отличался А. А., приходится удивляться той огромной, необычайно трудоемкой работе, которую за свою жизнь провел А. А.

Как человек А. А. был скромен, сдержан, в общении с людьми прост, отзывчив, всегда и всюду для всех доступен. Обладая мягким характером, в принципиальных вопросах науки и создания своего детища — Палеонтологического института — А. А. был тверд и настойчив.

А. А., будучи человеком огромной работоспособности, большой систематичности в работе — в личной жизни придерживался строгого режима. Бороться с болезнью и трудностями ему повседневно помогали как его энтузиазм, так и огромная сила воли к жизни и труду. Благодаря этому А. А. духовно не старел и так, молодым, сошел в могилу...

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADEMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук № 5, 1944 Classe des sciences biologiques

А. А. ШТАКЕЛЬБЕРГ

ФАУНА ДВУКРЫЛЫХ ВОСТОЧНОГО СЕКТОРА АРКТИЧЕСКОЙ СИБИРИ И ЕЕ ПРОИСХОЖДЕНИЕ

(*Представлено академиком* Л. А. Орбели)

Если фауна двукрылых западного сектора Арктики, в частности Новой Земли, могла считаться хотя бы в отношении видового состава провизорно изученной, восточная Арктика представляла собою по двукрылым до последнего времени почти полную terra incognita. Литературные данные о фауне двукрылых островов восточной Арктики исчерпывались совершенно одиночными указаниями (Якобсон; Alexander; Curran; Frey; Lackschewitz; Lundstroem); в сумме для островов восточной Арктики было указано не более 10—15 видов; столь же фрагментарны и неполны были наши сведения о фауне двукрылых Чукотского полуострова; несколько более полными данными мы располагали по фауне двукрылых района устья Лены (главным образом Frey; Lundstroem). Однако и эти сведения были весьма далеки от желаемой полноты. В силу этого тем большего внимания заслуживали материалы по двукрылым, собранные за последние 10 лет на островах восточного сектора Арктики и на Чукотском полуострове. Эти материалы, несмотря на известную их случайность (они собраны неспециалистами-энтомологами), не только дали возможность выяснить общий характер видового состава фауны двукрылых интересующего нас района, но и наметить связи между фауной арктики Старого и Нового Света; эти связи оказались значительно более широкими и прочными, чем это было принято думать до сих пор.

Основными материалами, пополнившими наши сведения о фауне двукрылых восточной части арктической Сибири, были сборы зимовщиков на острове Врангеля, в частности, А. И. Минеева в 1930—1933 гг., сборы экспедиции Академии Наук СССР на острове Врангеля в 1938 и 1939 гг. и на острове Колючин в 1938 г. (Р. Ф. Геккер; А. Н. Дружинин; Л. А. Портенко), случайные сборы М. П. Розанова на Чукотском полуострове и замечательные по полноте и сохранности сборы Г. Семенова в 1939 и 1940 гг. на Чукотском полуострове, главным образом в районе Чаунской губы. В отношении географическом работа охватила, таким образом, районы крайнего северо-востока Сибири к востоку от Колымы (главным образом Чукотский полуостров) с прилегающими островами (острова Врангеля и Колючин). В отношении систематическом обработкой были охвачены все группы отряда двукрылых, за исключением семейства *Tendipedidae* (*Chironomidae*), представители которого должны были явиться темой работы другого автора (покойного А. А. Черновского).

Видовой состав фауны двукрылых восточного сектора Арктики в обработанных нами сборах распределяется по семействам следующим образом:

Petauristidae	2	*Syrphidae*	9
Tipulidae	13	*Sciomyzidae*	1
Limoniidae	4	*Helomyzidae*	3
Lycoriidae	2	*Piophilidae*	3

Fungivoridae	3	*Ephydridae*	3
Culicidae	1	*Chloropidae*	2
Tendipedidae	?	*Carnidae*	1
Bibionidae	1	*Cypselidae*	1
Itonididae	1	*Cordyluridae*	13
Rhagionidae	3	*Muscidae*	42
Tabanidae	1	*Calliphoridae*	8
Empididae	16	*Larvivoridae*	6
Dolichopodidae	4	Всего	143

Вышеприведенное распределение по семействам является весьма типичным для высоких широт; особенно характерным является видовое разнообразие семейств *Tipulidae*, *Empididae*, *Cordyluridae*, *Muscidae*; недостаточно представлены в обработанных материалах семейства *Lycoriidae* и *Fungivoridae*, в большинстве арктических стран представленные обычно несколько бо́льшим числом видов.

Итак, видовой состав фауны двукрылых восточного сектора Арктики, насколько он отразился в обработанных нами сборах, выразился цифрой в 143 вида. Если мы сравним эту цифру с данными о видовом составе фауны двукрылых других районов Арктики, лучше изученных, то увидим, что некоторые из них, в частности Гренландия, обладают фауной двукрылых, если не значительно, то во всяком случае несколько более богатой, нежели район, подвергшийся нашему изучению. Едва ли эта относительная бедность собранных материалов является показателем действительной обедненности фауны района; вероятно, она зависит просто от некоторой недостаточности самих сборов; показателем последнего является то, что в обработанных сборах почти отсутствуют формы мелкие, как, например, *Lycoriidae*, требующие для своей поимки специальных методов сбора или хотя бы специального внимания.

Условия жизни в высокой Арктике приближаются к пессимальным; поэтому приходится удивляться, что при крайнем минимуме возможностей, которые дает высокая Арктика, жизнь двукрылых в ней все же достаточно интенсивна, если не по количеству видов, то по числу особей; некоторые виды двукрылых в Арктике, в частности крупные комары-долгоножки (*Tipula*), настолько обычны, что их личинки и взрослые особи являются основным ресурсом питания некоторых куликов.

Те немногие „ниши", которые предоставляет Арктика, выполняются насекомыми, в частности и в особенности двукрылыми, с возможной полнотой. Говорю „в особенности", так как, повидимому, двукрылые являются наиболее приспособленными к условиям Арктики среди всех прочих насекомых; по крайней мере, в процентном отношении (по числу видов) они в Арктике явно превалируют над другими отрядами[1].

---

[1] Hesse приводит следующую таблицу процентного соотношения видов главнейших отрядов насекомых в мировой фауне и в Арктике

	Dipt.	*Hymen.*	*Coleopt.*	*Collemb.*	*Lepidopt.*
Мировая фауна	11,4	14,3	44,9	1,17	15,6
Гренландия	43,0	15,1	9,3	3 2	10,5
Новая Земля и Вайгач	47,4	27,0	9,3	8,8	5,8
Шпицберген и Медвежьи острова	70,0	18,6	0,0	7,2	2,1

Несмотря на значительную неточность этой таблицы, проистекающую от неравномерной изученности насекомых разных отрядов в разных зонах, основные числовые соотношения этой таблицы, вероятно, близки к действительности.

Основными чертами климата Арктики, обусловливающими существование тундровых ценозов, являются следующие[1]: продолжительность летнего освещения; низкая температура воздуха летом; низкая температура почвы; краткость вегетационного периода; сильное нагревание прямым солнечным светом; сухие ветры зимой. Эти характерные черты климата Арктики обусловливают в значительной мере формирование не только флористических, но и зоологических ценозов, а также и адаптацию элементов этих ценозов — отдельных видов.

Фактор температуры в Арктике находится в минимуме, несмотря на известный корректив, который вводит сильное нагревание солнечными лучами и продолжительность летнего дня. В силу этого насекомому приходится использовать самым „рациональным" образом то немногое, что дает Арктика в отношении положительных температур. Пути использования температурных возможностей могут быть различны. В основном для насекомого в имагинальной его фазе они сводятся к следующему: насекомое использует более высокие температуры, которые возникают в припочвенном слое[2]; насекомые переходят к воздушному образу жизни, полету лишь при достаточно высокой температуре воздуха и достаточно интенсивной солнечной радиации; некоторые арктические формы двукрылых, как правило, хорошие летуны, совершенно утратили способность полета: они почти бескрылы (крылья их сведены на степень нефункционирующих рудиментов); таковы самки многих арктических видов комаров-долгоножек рода *Tipula*.

Окраска арктических двукрылых в большинстве темная. Если двукрылые умеренных и в особенности южных широт во многих случаях окрашены в светлые тона, часто приближающиеся к цвету непигментированного хитина, в условиях Арктики мы таких насекомых не наблюдаем вовсе. Тело двукрылого Арктики окрашено в черный, темнобурый или темносерый цвет, что способствует максимальному поглощению тепловых лучей.

Повидимому, некоторое значение в сохранении тепла телом насекомого имеет интенсивно развитый пушистый волосяной покров некоторых арктических насекомых (в частности, двукрылых *Cordyluridae*, в особенности более подвижных самцов), который создает вокруг насекомого зону слабой теплопроводности.

Ветер в большинстве случаев играет в отношении насекомых, в частности и в особенности двукрылых, резко депрессирующую роль; такова роль ветров теплого времени года в Арктике. Интенсивные зимние ветры, способствующие неравномерному распределению снега и его сдуванию с неровностей рельефа, имеют, повидимому, обратное — положительное значение в жизни насекомых; освобожденные ветром от снега и прогреваемые солнцем места дают насекомым возможность проявлять свою жизнедеятельность весьма рано (на острове Врангеля с конца мая; наблюдения Л. А. Портенко), когда бо́льшая часть земной поверхности еще покрыта снегом.

Таковы некоторые из направлений биологической адаптации арктических двукрылых к своеобразным и трудным условиям арктического климата.

Кроме климата, важным регулирующим фактором распространения двукрылых, да и других насекомых, является питание (Кузнецов), для ассортимента, характера, а также и доступности которого, конечно, весьма существенное значение имеют опять-таки многие элементы климата.

---

[1] Schimper (цит. по Цинзерлингу, стр. 32—33).

[2] Ср. наблюдения Kihlman'a. 10 мая 1890 г. у Орловского маяка на Кольском полуострове им наблюдались следующие температуры: воздуха +8—9°; почвы на поверхности лишайниковой тундры +14°; на высоте 1 дм от нее +12°; на высоте 5 дм +9° при мерзлоте на глубине 5 см; рядом на торфяном бугре +24,5° при мерзлоте на глубине 5 см; на другом бугре, где мерзлота была непосредственно под корнями кустарников, температура доходила до +30,2°.

Необходимо отметить, что в условиях Арктики практически не представлены группы двукрылых, достигшие узкой специализации питания. Так, в Арктике нет или почти нет минирующих *Agromyzidae*, бо́льшая часть видов которых чрезвычайно специфична в выборе питающего субстрата. Равным образом минимальным числом видов представлены в Арктике паразитические *Larvivoridae*, многие виды которых также достаточно специфичны в отношении своих хозяев. Наоборот, в Арктике довольно богато представлены неспециализованно растениеядные формы типа личинок комаров-долгоножек (*Tipulidae*), сапрофаги, питающиеся разлагающимися водорослями, как *Fucellia* — выброшенной рыбой, как *Piophila*, хищники (и в фазе личинки, и в фазе imago), как *Empididae*, наконец, более или менее универсально-детритоядные формы, как *Petaurista*[1].

Является ли питание основным фактором, ограничивающим движение двукрылых на север? Это представляется маловероятным. На северном побережье Гренландии (84° с. ш.) насчитывается не менее 77 видов высших растений; на землях Гринелля, Гранта, Нереса и Пири (80—83°5′ с. ш.) встречается около 100 видов цветковых растений (Ильинский). Поэтому, казалось бы, эти районы дают достаточную пищевую базу для многих групп двукрылых (хотя бы для тех же неспециализованных растениеядных *Tipulidae*), а вместе с тем двукрылых с северных берегов Гренландии мы не знаем вовсе, с земли же Гринелля и близких известны лишь совершенно единичные их виды. Даже принимая известную поправку на сравнительно слабую изученность фауны двукрылых Арктики, приходится признать, что параллельно с питанием, а, может быть, и преимущественно перед ним, климат играет самую существенную роль в качестве фактора, ограничивающего распространение двукрылых в условиях Арктики, причем не те или иные элементы климата, а климат, как динамический комплекс (Brockmann-Jerosch).

Географическое распространение двукрылых в Арктике имеет много характерного. Наиболее общей чертой является факт широкого, иногда циркумполярного распространения форм. Наилучше изученными из арктических стран являются Гренландия, Новая Земля (отчасти), Аляска с Прибыловыми островами и в настоящее время, пожалуй, восточный сектор Советской Арктики (остров Врангеля и Чукотский полуостров с прилежащими районами). Из рассмотрения видового состава фауны двукрылых этих местностей мы видим, что очень многие формы являются общими для всех этих столь удаленных одна от другой территорий.

Второй характерной чертой арктической фауны двукрылых в целом является ее достаточно резкая обособленность. Правда, в Арктику проникает известный процент форм, свойственных более южным широтам, в частности некоторые синантропы, однако основной контингент арктической фауны двукрылых представляют собой формы, исключительно ей свойственные и лишь в незначительной части проникающие в лесную зону (но, как правило, не в лесные стации).

Интересно, что среди так называемых борео-альпийских видов двукрылых, по крайней мере в Европе, нет ни одного чисто арктического. Все это виды, в большинстве свойственные северной полосе бореальной зоны, иногда достаточно широко распространенные и в Арктике, но не чисто арктические. Наиболее типичным представителем таких форм может служить *Tipula excisa* Schum. Наоборот, примерами типичных арктических видов являются: *Tipula arctica* Curt., *T. carinifrons* Holmgr., *T. convexifrons* Holmgr., *T. lionota* Holmgr., *T. ciliata* Lundstr., *T. besselsi* O.-S., *T. pribilofensis* Alex., *T. wrangeliana*, sp. n., повидимому, *T. tristriata* Lundstr., *T. middendorffi* Lack., *T. glaucocinerea* Lundstr. Типично арктическими являются многие

[1] Образ жизни арктических *Petaurista* неизвестен. В данном случае я сужу по аналогии с видами этого рода, свойственными умеренным широтам.

Rhamphomyia, едва ли не все свойственные востоку арктической Сибири виды родов *Limnophora*, *Pogonomyia* и, может быть, *Acroptena*, многие *Fucellia* (за исключением *F. kamtshatica* Ringd.), очень многие *Cordyluridae*. Обособленность арктических форм двукрылых, как кажется, в большинстве случаев не превышает квалификации вида (чисто арктические роды двукрылых насчитываются единицами), но все-таки эта обособленность достаточно определенна и резка.

Вопрос о происхождении арктической фауны двукрылых в литературе пока никем не обсуждался, по вопросу же о происхождении арктической фауны вообще имеется весьма большое количество исследований (список многих из них см. у Кузнецова). Наиболее авторитетные современные авторы сходятся на том, что корни рецентной арктической фауны следует искать в фауне древней Ангарской суши[1]. Основываясь на изучении фауны двукрылых восточного сектора Арктики, такую точку зрения можно было бы принять для очень многих групп двукрылых; особенно рельефным примером в этом смысле являются два чрезвычайно близких, описываемых в настоящей работе, вида рода *Tipula*, один из которых очень обычен на острове Врангеля, другой не менее обычен в холодной горной пустыне Терскей-Алатау близ Каракола в Киргизии. Но вместе с тем далеко не все экологические группировки арктической фауны двукрылых, по моему мнению, могут быть выведены из фауны Ангарской суши; к таким относятся прежде всего обитатели морских побережий, в частности виды рода *Fucellia*. Корней для таких экологических элементов мы в Ангариде не найдем; равным образом и генетически близких аналогов таким элементам в современной фауне дериватов Ангариды, как кажется, нет.

Базироваться на данных современного распространения видов в современных центрах процветания групп при обсуждении вопроса о происхождении (местах возникновения) фаун, хотя и заманчиво, но чрезвычайно опасно, и все же в данном случае я позволю себе это сделать. Обращаясь к распространению рода *Fucellia*, мы должны прежде всего отметить следующие характерные его черты. Современными центрами процветания рода являются арктическая зона (как кажется, в особенности восточные районы арктической Сибири), западное побережье Северной Америки до Калифорнии включительно и в меньшей степени восточные (приморские) районы Китая; единичные виды рода распространены по морским побережьям Европы и восточной Африки (1 вид). Анализ видового состава рода *Fucellia* и общей картины его распространения дает основания для предположения о том, что возможным центром происхождения рода (а может быть, и других представителей приморской фауны) была Берингийская суша, являвшаяся, как известно, таким центром и для некоторых других групп, например позвоночных (Тугаринов). Пережили ли эти предположительно берингийские элементы фауны наступившее похолодание климата и связанное с ним некоторое увеличение площадей оледенения[2] на месте их современного обитания в Арктике, или же они продвигались тогда к югу, сказать затруднительно. Настоящее состояние наших познаний делает возможным оба предположения. Дело в том, что современные условия жизни видов рода *Fucellia* в высокой Арктике, повидимому, немногим отличаются от тех условий, которые наблюдались в период большого оледенения этих территорий. Здесь следует вспомнить достаточно веско аргументированные гипотезы ботаников о возможности переживания растений хотя бы в Норвегии в период максимального ее обледенения

[1] Границы Ангарской суши см. у Arldt.

[2] Не следует забывать, что, по мнению Герасимова и Маркова, „к северо-востоку от Чаунской губы, в Чукотском хребте были только небольшие ледники на высотах более 1000 м. Ледников не было и на острове Врангеля" (стр. 23). Аналогичного мнения придерживается и С. Обручев.

(Nordhagen) по Вульфу. Достаточно вероятным, однако, является и другое предположение о том, что берингийская фауна в период более интенсивного обледенения бывшей Берингии была хотя бы частично оттеснена на юг; возможным показателем последнего может служить распространение того же рода *Fucellia* по западному (до среднего Китая) и в особенности восточному побережью Тихого океана (до Калифорнии), где мы имеем достаточно интенсивный расцвет рода (Stein; Aldrich). Фактически, повидимому, осуществлялись оба пути; если *Fucellia* в период более интенсивного обледенения, по всей вероятности, мигрировали к югу, прибрежные *Cordyluridae* и некоторые другие группы, как кажется, оставались непрерывно на местах своего обитания в Арктике; по крайней мере, никаких следов отступания видов этой группы к югу в современном их распространении не обнаруживается; эти виды едва ли не найдут себе аналогов в так называемых эоарктических элементах флоры Арктики А. Толмачева.

Итак, подводя итоги всему сказанному о происхождении фауны двукрылых восточного сектора арктической Сибири, можно притти к следующим выводам.

Рецентная фауна двукрылых указанных территорий комплектовалась из различных по своему происхождению элементов. Основной контингент фауны двукрылых этих территорий по своему происхождению связан с фауной древней Ангарской суши; экологически эти элементы в современном своем распространении тяготеют по преимуществу к горным ландшафтам Арктики.

Значительный элемент в рецентной фауне двукрылых интересующих нас районов Арктики составляют формы берингийского происхождения; экологически эти элементы связаны с морскими побережьями. Среди таких форм предположительно берингийского происхождения имеется значительный процент видов, общих фауне Арктики Старого и Нового Света.

ОПИСАНИЕ НОВЫХ ВИДОВ

Семейство *TIPULIDAE*

Tipula (*Vestiplex*) *wrangeliana*, sp. n.

Тело черное, в темносером налете, коренастое. Крылья со слабым мраморным рисунком. Самка с редуцированными крыльями. Вид принадлежит к группе *Tipula octolineata* Zett.

Самец. Голова черная, в темносером налете, с бурой срединной продольной полосой, в коротких черных волосках. Головная трубка равна по длине голове. Щупики черные. Усики примерно равны голове и груди, вместе взятым, одноцветно черные; реже 2-й членик усиков красновато-желтый; членики жгутика, начиная со 2-го, в основной части явственно утолщенные, в очень коротком белом пушке и с розетками коротких черных волосков. Передняя часть среднеспинки темносерая, с двумя довольно широкими светлосерыми продольными полосами, которые имеют беловатый отлив и покрыты короткими желтоватыми волосками, и узкой срединной серой полоской; боковые отделы среднеспинки темнобурые. Щиток темносерый, с бурой срединной полоской. Postscutellum и бочки груди темносерые. Дорзоплевральная мембрана темнобурая. Брюшко темносерое; боковые отделы светлее; задние края тергитов иногда с узкой желтой каемкой. Гипопигий широкий. Ноги бурые или чернобурые; основная часть бедер, а иногда и голени желтоватобурые. Шпоры голеней: 1. 2. 2. Крылья слегка молочные, с явственно развитым мраморным рисунком и темнобурым крыловым глазком; более или менее развитые бурые пятна расположены позади крылового глазка на поперечных жилках, в основной части r_5, в средине и в вершинной трети диско-

идальной ячейки. Стебелек жужжалец буроватый; головка чернобурая. Длина крыла 14—15 мм. Гипопигий (рис. 5, 6); 9-й тергит (рис. 7) сильно склеротизо-

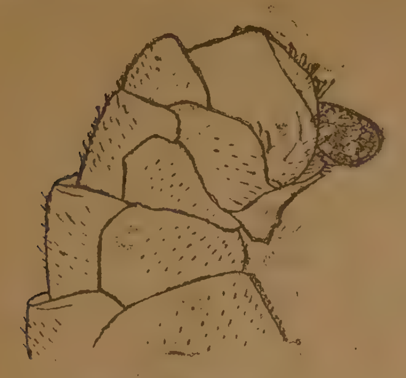


Рис. 1. *Tipula kashkarovi* sp. n. ♂. Гипопигий сбоку



Рис. 2. *Tipula kashkarovi* sp. n. ♂ Гипопигий сверху

ванный, черный, блестящий, в средней части едва заметно шагренированный, трапециевидный, по дистальному краю посредине с глубокой вырезкой; боко-



Рис. 4. *Tipula kashkarovi* sp. n. ♀. Яйцеклад снизу



Рис. 3. *Tipula kashkarovi* sp. n. ♂. 9-й тергит



Рис. 5. *Tipula wrangeliana* sp. n. ♂. Гипопигий сбоку

вой край 8-го тергита с зубчиками или без них, варьирующий в очертании. Appendix externa superior удлиненный, желтоватый, в дистальной части слаб

расширенный, в коротких волосках. Appendix intermedia простой, перед вершиной с зубцом. Adminiculum сложного строения; penis длинный.

Самка. Яйцеклад: верхний основной отдел блестяще черно-бурый. Церки длинные и широкие, трехребистые, по верхнему и боковому краю явственно зубчатые. 8-й стернит (рис. 8) по дистальному краю с тремя вырезами; вальвы очень короткие и тонкие.

По морфологическим признакам, в особенности по строению гипопигия и яйцеклада, *T. wrangeliana* sp. n. близка к *T. octolineata* Zett., от которой отли-



Рис. 6. *Tipula wrangeliana*, sp. n. ♂. Гипопигий сверху



Рис. 7. *Tipula wrangeliana*, sp. n. ♂. 9-й тергит

чается черно-серым брюшком, иногда лишь с узкими желтыми задними краями тергитов, черными до основания усиками, неразвитым передним выростом „носиком" головной трубки и слабее суженным к основанию 9-м тергитом; самка *T. wrangeliana* отличается от самки *T. octolineata* Zett. сильно редуцированными крыльями и несколько иным строением 8-го стернита, медиальный угол бокового отдела которого несколько заострен, а латеральный широко закруглен (самка *T. octolineata* Zett. с Камчатки, определена Лакшевичем, имеет оба угла бокового отдела 8-го стернита — и латеральный, и медиальный — более или менее одинаково закругленными). Самка с Чукотского полуострова (сбор Акинфьева), определенная Лакшевичем как *T. octolineata* Zett. (Тр. Зоол. инст. АН СССР, 4, 265, 1936), по моему мнению, принадлежит к другому, вероятно, новому виду. От *T. kashkarovi* sp. n., *T. wrangeliana* sp. n. отличается более короткими усиками самца, членики жгутика которого примерно в 2,5 раза (у самца *T. kashkarovi* в 3 раза) длиннее своей ширины, неразвитым „носиком", иной окраской продольных полос среднеспинки, несколько иным строением гипопигия, в частности 9-го тергита, коротким прилегающим волосяным покровом ног самки, а также строением 8-го стернита самки.

Остров Врангеля, тундра юго-восточной части; 16 VII 1931, 1 самец, 1 самка (Минеев); 19 VII 1931, 3 самца (Минеев); 10 VII 1933, 3 самца (Минеев); бухта Роджерса: 12 VI 1939, 1 самка (Портенко); 1 VII 1939, 6 самцов (Портенко); 2 VII 1939, 1 самец (Портенко); 4 VII 1939, 21 самец, 1 самка (Портенко); 6 VII 1939, 1 самец (Портенко); 10 VII 1939, 1 самка (Портенко); 24 VII 1939, 2 самца (Портенко).

Tipula (*Vestiplex*) *kashkarovi* sp. n.

Очень близка к *Tipula* (*Vestiplex*) *wrangeliana*, sp. n., но отличается более длинными усиками самца, несколько иным строением гипопигия (lam.

term. sup.), характером волосяного покрова ног и иным строением 8-го стернита самки.

Самец. Голова черная, в темносером налете и коротких черных волосках. Усики примерно в 1,5 раза длиннее головы и груди вместе взятых, одноцветно черные; членики жгутика цилиндрические, начиная со 2-го в основной части явственно утолщенные, в очень коротком белом пушке, с розетками коротких черных волосков; длина члеников жгутика превосходит их ширину при основании примерно в 3 раза. Передняя часть среднеспинки темносерая, с двумя довольно узкими светлосерыми продольными полосами, покрытыми короткими белыми волосками, и с узкой светлосерой срединной продольной полосой. Щиток светлосерый. Postscutellum и бочки груди темносерые. Дорзоплевральная мембрана желтовато-бурая. Брюшко темносерое, по бокам несколько светлее; задние края тергитов иногда узкие, желтые. Гипопигий массивный. Бедра блестяще-черные, голени бурые или черно-бурые. Лапки черные. Шпоры голеней: 1. 2. 2. Крылья слегка молочные, с буроватым оттенком. Крыловой глазок светлобурый; мраморный рисунок едва намечен; дискоидальная ячейка иногда с темным пятном. Жилки крыла светлобурые. Жужжальца бурые. Длина крыла 15 мм. Гипопигий (рис. 1, 2): 9-й тергит (рис. 3) сильно склеротизованный, черный, блестящий, трапециевидный, по дистальному краю в средине с явственной вырезкой; боковой край 9-го тергита в основной половине выпуклый, без зубчиков. Appendix externa superior удлиненный, желтоватый, в дистальной части слабо расширенный, в коротких волосках. Appendix intermedia простой, перед вершиной с маленьким зубчиком. Adminiculum сложного строения, penis длинный и тонкий.



Рис. 8. *Tipula wrangeliana* sp. n. ♀. Яйцеклад снизу

Самка. Тело темносеровато-бурое. Ноги темнобурые, в длинных нежных темных торчащих волосках. Крылья рудиментарные. Яйцеклад: верхний основной отдел блестяще-черно-бурый. Церки длинные и широкие, по верхнему и боковому краям довольно сильно зубчатые. 8-й стернит (рис. 4) по дистальному краю посредине с глубокой треугольной вырезкой; сбоку от основания вальв небольшая вырезка; иногда она может отсутствовать. Вальвы короткие и тонкие.

Киргизия, Терскей-Алатау, южнее Каракола, 3600 м, холодная пустыня: 17. 22 VII 1934, 7 самцов, 1 самка (Д. Кашкаров); 26 VII 1934, на подушках Sibboldia: 7 самцов, 11 самок (Д. Кашкаров); Киргизский хребет, Пишпекск. у. у р. Ак-су: 7 и 8 VII 1913, 22 самца (Чернавин); Чом-чиккан, р. Каракол, Пишпекск. у.: 31 VII 1913, 4 самца (Чернавин).

Зоологический институт
Академии Наук СССР

Поступило
30.IV.1943

ЛИТЕРАТУРА

Вульф Е. В. Понятие о реликте в ботанической географии. Материалы по истории флоры и растительности СССР, Изд. АН СССР, 28, 1941.

Герасимов И. П. и Марков К. К. Ледниковый период на территории СССР. Изд. АН СССР, 1939.

Ильинский А. П. Растительность земного шара. Изд. АН СССР, 1, 1937.

Кузнецов Н. Я. Тр. Зоол. инст. АН СССР, 5, 1, 1938.

Обручев С. В. Изв. АН СССР, сер. геогр. и геофиз., 2, 129, 1939.

Толмачев А. И. Тр. Полярн. ком., 8, 1932.
Тугаринов А. Я. Тр. II Междун. конфер. Асс. изуч. четверт. периода, 5, 515, 1934.
Цинзерлинг Ю. Д. Тр. Геоморфол. инст. АН СССР, 4, 1934.
Якобсон Г. Г. Зап. Акад. Наук, 8, 1, 171, 1896.
Aldrich. Proc. California Acad. Sci. (4), 8, 1918.
Alexander, см. Curran C. H., 1926.
Arldt. Handbuch der Palaeogeographie, Leipzig, 1, 1919.
Brockmann-Jerosch H. Beitr. z. geobotan. Landesaufnahm., 6, 1919.
Curran C. H. and Alexander C. P. Canad. Entom., 58, 289, 1926.
Frey R. Зап. Акад. Наук, 8, Физ-мат. отд., 29, 10, 1915.
Hesse R. Tiergeographie auf ökologischer Grundlage, 12, Jena, 1924.
Kihlman A. O. Acta Soc. Fn. Flor. Fenn., 6, 3, 1890.
Lackschewitz P. Тр. Зоол. инст. АН СССР, 4, 245, 1936.
Lundstroem C. Зап. Акад. Наук, 8, Физ.-мат. отд., 29, 8, 1915.
Nordhagen R. Berg. Mus. Arb. Natur., 1, 1935.
Schimper A. F. W. Pflanzengeographie auf physiologischen Grundlagen, 1908.
Stein P. Wien. Ent. Zeitg., 29, 11, 1910.

A. A. STACKELBERG. *DIPTERA* OF THE FAR EAST OF ARCTIC SIBERIA AND THEIR ORIGIN

Summary

Elements of various origin constitute the fauna of *Diptera* of the north-eastern parts of arctic Siberia. The origin of most elements of the fauna of *Diptera* is connected with that of the ancient Angara continent; ecologically these forms in their present distribution are mostly restricted to the arctic highlands. A large amount of forms of the recent fauna of *Diptera* are of Behringian origin. Ecologically these forms are restricted to the sea-shore. Amongst those forms, as supposed of Behringian origin, we have a large percent of holarctic species.

Descriptions of new species

Tipula wrangeliana sp. n.

Body black, dark gray pollinose, robust. Wings slightly marmorated. Female wings very reduced. This species is similar to *T. octolineata* Zett.

Male. Head black, dark gray pollinose, with brown median vitta. Genae short, black haired. Frontal prolongation of head about equal in length to remainder of head. Palpi black throughout. Antennae about equal in length to head and thorax together, black throughout; second segment of the antennae sometimes slightly reddish-yellow. Flagellar segments with the basal enlargement distinctly developed; verticils shorter than the segments. Praescutum dark gray with two broad pale gray stripes, covered with short yellowish hairs, and a distinctly indicated gray media vitta; lateral areas of mesonotum dark brown. Scutellum dark gray, with brown median vitta. Postscutellum and pleurae dark gray. Dorsopleurae membrane dark brown. Abdomen dark gray, the caudal margins of intermediate tergites sometimes narrowly yellowish. Male hypopygium broad. Legs brown to blackish-brown; femora at the base yellowish brown, tibiae sometimes also. Tibial spures 1. 2. 2. Wings slightly marmorated; stigma dark brown. The darker markings lie beyond the stigma on the transverse veins, on the basal part of *rs*, at the middle and on the apical third of discal cell. Halteres dark brown, stem brownish. Length of the wing 14—15 mm. Male hypopygium (fig. 5—6): ninth tergite sclerotized, polished black trapezoidale (fig. 7) caudal margin in the middle with a deep incisure; lateral margin of ninth tergite with toothlike processes or without ones, varying in structure. Appendix externa superior elongated, yellowish, in the distal part slightly broadened, with short,

hairs. Appendix intermedia simple, with a toothlike process before the apex. Penis long.

Female. Ovipositor (fig. 8): superior basal portion blackbrown, polished. Cerci long and broad, threeridged; superior and lateral margins distinctly toothed. Caudal margin of eighth sternit with 3 incisures; hypovalvae very short and thin. Wings very reduced (length of the wing — 4—5 mm).

Distribution: Wrangel Isle, East part of arctic Siberia, 16. VII, 1931, 1 male, 1 female (Mineev leg.); 19. VII. 1931, 3 males (Mineev leg.); 10. VII. 1933, 3 males (Mineev leg.); Wrangel Isle, Rodgers bay, 12. VI. 1939, 1 female (Portenko leg.); 1. VII. 1939, 6 males (Portenko leg.); 2. VII. 1939, 1 male (Portenko leg.); 4. VII. 1939, 21 males and 1 female (Portenko leg.); 6. VII. 1939, 1 male (Portenko leg.); 10. VII, 1939, 1 female (Portenko leg.); 24. VIII. 1939, 2 males (Portenko leg.); Types in the Collection of the Zoological Institute, Academy of Sciences, Leningrad.

In structure of hypopygium and ovipositor *T. wrangeliana*, sp. n., resembles *T. octolineata* Zett., but may be well distinguished by blackgray abdomen, sometimes only with narrowly yellow caudal margins of tergites, uniformely black antennae, very short nasus and less narrowed ninth tergit. Female of *T. wrangeliana*, sp. n., differs from *T. octolineata* Zett. by very reduced wings, different shaped eighth sternit, median angle of lateral portion of which is slightly pointed, lateral angle — broad obtuse (♀ of *T. octolineata* Zett. from Kamtshatka, determined by Dr. P. Lackschewitz, has both angles obtuse). ♀ from Tshukotskij Peninsula (Akinfiev leg.) determined by Dr. P. Lackschewitz also as *T. octolineata* Zett. (vide Trudy Zool. Inst. Acad. Sci. USSR. Leningrad, 4, 265, 1936) according to my opinion, is another, probably undescribed species. From male of *T. kashkarovi*, sp. n., male of *T. wrangeliana*, sp. n., differs by shorter antennae flagellar segments of which are about $2^1/_2$ times as long as broad at the base (flagellar segments of *T. kashkarovi* ♂ are about 3 times as long as broad at the base), indistinctly developed nasus, differently coloured longitudinal stripes of mesonotum and different structure of hypopygium, especially of ninth tergit; female of *T. kashkarovi* differs from female of *T. wrangeliana* by short haired legs and another structure of eighth sternit.

Tipula (*Vestiplex*) *kashkarovi*, sp. n.

This species is very similar to *Tipula* (*Vestiplex*) *wrangeliana*, sp. n., but is easily distinguished by much longer antennae in the male; details of the hypopygium very different; female legs with long dense erect hairs; eighth sternite of the female is quite distinct

Male. Head black, dark gray pruinose, with short black hairs. Antennae $1^1/_2$ as long as head and thorax together, black thoroughout; flagellar segments cylindrical, with distinct basal enlargement; the verticils short; flagellar segments three times as long as broad at the base. Praescutum dark gray, with two narrow pale gray longitudinal stripes, which are pale haired, and 1 narrow median vitta. Scutellum pale gray. Postscutellum and pleurae dark gray. Dorsopleural membrane yellowish-brown. Abdomen dark gray, pleurae paler; the caudal margins of intermediate tergites narrowly yellow. Hypopygium robust. Femora black, polished; tibiae brown to blackish; tarsi black. Tibial spurs 1, 2, 2. Wings slightly whitish, slightly tinged brownish, indistinctly marmorated. Stigma pale brown. Discal cell sometimes with dark spot. Veins yellowish-brown. Halteres brown. Length of wings 15 mm. Male hypopygium (fig. 1—2): ninth tergit polished black, sclerotized, transverse; caudal margin with an U-shaped notch; the lateral margins in the basal half convex, without teeth (fig. 3). Appendix externa superior elongated, yellowish, in the distal end slightly broadened, short haired. Appendix intermedia simple, with a small toothlike process before the apex. Penis long and narrow.

F e m a l e. Body dark grayish-brown. Legs dark brown, with long fine dark erect hairs. Wings very reduced. Ovipositor (fig. 4) superior basal portion black-brown, polished. Cerci long and broad, upper and lateral margins distinctly toothed. Caudal margin of the eighth sternit in the middle with a deep triangular notch. Hypovalvae short and thin.

Distribution: Middle Asia — Kirghisia, Terskej—Alatau Range. South of Karakol, 3600 m., deserta frigida, 17—22 VII. 1934, 7 males, 1 female (*D. Kashkarov* leg.); 26. VII. 1934, on Sibboldia, 7 males and 11 females (*D. Kashkarov* leg.); Kirghis Range, distr. Pishpek, Ak-su, 7—8. VII. 1913, 22 males (*Tshernavin* leg.); distr. Pishpek, Karakol, Tshom-tshikkan, 31. VII. 1913, 4 males (*Tshernavin* leg.). Types in the Collection of the Zoological Museum, Academy of Sciences, Leningrad.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADEMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд биол. наук № 5, 1944 Classe des sciences biologiques

Е. К. ПЛЕЧКОВА

РЕЦЕПТОРЫ МИОКАРДА И КОРОНАРНЫХ СОСУДОВ

Сообщение I

(*Представлено академиком* **Л. А. Орбели**)

Для полного понимания иннервационных механизмов сердца нехватало одного звена — детального изучения чувствительных окончаний в миокарде и на коронарных сосудах.

Еще в 1938 г., занимаясь изучением симпатической иннервации сердца млекопитающих, как это часто бывает, случайно, мы получили с помощью метода Бильшовского-Грос в модификации Б. И. Лаврентьева такие препараты, которые свидетельствуют о насыщенности миокарда сложными и, вероятно, специализированными рецепторами. Оказалось впоследствии, что этим методом можно показать рецепторы как крупных, так и мелких коронарных сосудов, вплоть до капилляров. Полученные нами препараты свидетельствуют, что афферентная иннервация миокарда и коронарных сосудов представлена таким обилием и таким разнообразием рецепторов, которое в предшествующих работах других авторов не отмечалось. В дальнейшем сочетание серебряной методики с экспериментом перерезки нервных проводников позволило нам наблюдать дегенерацию этих чувствительных окончаний и таким образом проследить пути чувствительной иннервации для миокарда и коронарных сосудов. Необычайная трудность и непостоянство окраски этих рецепторов, так же как и сомнения, связанные с особенностями процесса дегенерации чувствительных окончаний, потребовали много труда и времени, но был накоплен большой материал, который изложен в виде двух сообщений. В I сообщении мы даем описание строения рецепторов миокарда, а во II — результаты опытов с перерезкой нервных проводников.

Литературный обзор

Афферентная иннервация сердца привлекает внимание исследователей с конца XIX века. Разработка этого вопроса принадлежит в основном русским авторам. Шмидтом, Смирновым, Догелем, Михайловым, затем Woollard и Лаврентьевым у различных позвоночных животных были описаны чувствительные окончания в сердце. Все эти исследователи, подтверждая друг друга, находили афферентные нервные окончания, залегающие в эндокардиальных и субперикардиальных слоях сердца. Эти окончания представляют собой различной сложности строения концевые нервные аппараты и являются разветвлениями мякотных нервов. Большинство их снабжено большим количеством специальных клеток и относится, таким образом, к разряду несвободных нервных окончаний.

Догель описал, кроме того, нервные окончания в адвентиции коронарных артерий, что впоследствии подтвердил Woollard. Работами Смирнова и Лаврентьева было выяснено, что эти рецепторы принадлежат системе блуждающего нерва. В 1936 г. Nettleship опубликовал детальное экспериментальное исследование чувствительной иннервации сердца млекопитающих. Автор наблюдал дегенерацию чувствительных волокон и их сплетений в стенке сердца и на коронарных сосудах, но рецепторов мышцы сердца не видел.

В этой работе впервые дается морфологическое подтверждение тому, что чувствительная иннервация сердца идет и от спинномозговых узлов и от g. stellatum.

В 1937 г. Schimmert поставил еще раз вопрос о том, имеет ли миокард чувствительную иннервацию, но ему не удалось показать чувствительных окончаний в мышце сердца. В 1937 г. Nonidez описал сложные чувствительные „перимускулярные" окончания в перикардиальных отделах полых вен. Эти окончания располагаются на сердечной мускулатуре, замещающей на некотором протяжении гладкие мышцы сосудистой стенки. По описанию автора, эти окончания являются производными чувствительных окончаний адвентиции вен и таким образом не имеют прямого отношения к иннервации миокарда.

Из приведенного обзора известных нам работ об афферентной иннервации сердца видно, что вопрос о чувствительной иннервации миокарда не имел окончательного решения, так как никто не видел чувствительных окончаний в сердечной мускулатуре. В 1894 г. Berkley описывал своеобразные нервные окончания на мышцах желудочков, происхождение которых осталось для самого автора неясным. Наблюдение Berkley подтверждений не имело.

Несколько лучше обстоит дело с изучением афферентной иннервации коронарных сосудов. В работах Догеля, Woollard и Nettlshipp описываются чувствительные окончания на коронарных сосудах. Догель и Woollard описывают чувствительные кустики в адвентиции коронарных артерий. Описания же Nettlshipp неотчетливы и из-за отсутствия иллюстраций неясны. Указанные работы не говорят, как широко распространена чувствительная иннервация коронарных сосудов и имеют ли ее мелкие коронарные сосуды и капилляры.

Материал и методика

Материалом для исследования служили сердца взрослых кошек, фиксированные смесью AFA по Лаврентьеву (96° алкоголь + нейтральный формалин + насыщенный раствор мышьяковистой кислоты в равных частях) с последующей перефиксацией в 20% нейтральном формалине.

Сердце вскрывалось вдоль атриовентрикулярной перегородки и растягивалось в фиксирующей смеси на парафине. После фиксации из всех областей сердца на замораживающем микротоме делались срезы толщиной в 40—50 μ. Импрегнация нервных элементов производилась по методу Бильшовского-Грос.

Рецепторы миокарда

В мышечной стенке предсердий у кошек находятся очень своеобразные нервные окончания, которые по своему виду, отношению к иннервирующим тканям и по происхождению от толстых мякотных волокон должны быть отнесены к афферентным окончаниям. Эти афферентные окончания располагаются непосредственно на мышечных волокнах или в промежутках между мышечными волокнами в соединительной ткани, но всегда в непосредственной близости от мышц, т. е. стелясь по их поверхности. На основании тесного отношения этих афферентных окончаний к мышечным волокнам миокарда мы называем их рецепторами миокарда. Окончания эти бывают различной формы, величины и сложности строения. По внешнему виду их можно разделить на две группы.

Первая группа чувствительных окончаний в миокарде имеет некоторое сходство с нервно-мышечными веретенами скелетной мускулатуры (рис. 1). Нервное волокно, подходящее к мышечному пучку, обвивается вокруг него, делится на тонкие веточки, которые по своему ходу дают довольно крупные фибриллярные пластинки или решетки и петли; некоторые окончания терминальных веточек образуют колечки. Довольно часто можно наблюдать, что терминальные разветвления нервного волокна, образующего такой аппарат, переходят на рядом лежащее мышечное волокно или в соединительнотканную прослойку и образуют там либо новый чувствительный аппарат типа нервно-мышечного веретена, либо простое чувствительное окончание в виде кустика. Наряду со сложными аппаратами типа нервно-мышечного веретена встречаются в миокарде одиночные рецепторные пластинки на мышечных волокнах (рис. 2). Между столь различными по степени сложности строения рецепторами, какие изображены на рис. 1 и 2, имеются всевозможные переходные формы.

Второй тип чувствительных окончаний в миокарде выглядит иначе и не похож на нервно-мышечные веретена скелетной мускулатуры. Это скорее „лазающие" или „стелящиеся" по мышечным волокнам окончания, которые

образуют широкие, фибриллярные пластинки на поверхности мышечных волокон. Иногда терминальные волоконца таких окончаний дают ответвления в соединительнотканные прослойки между мышцами и оканчиваются там концевыми петельками около ядер клеток, очевидно, входящих в состав этого окончания. Рис. 3 дает представление о типе такого „лазающего" окончания, снабженного специальными клетками. Рис. 4 — второй пример „лазающего" по мышечным волокнам окончания, но без специальных клеток в его составе. Рецепторы этого типа, так же как и рецепторы типа нервно-мышечного веретена, имеют очень разнообразный вид и строение различной степени сложности. Характер строения этих аппаратов зависит, как нам кажется, главным образом, от их местоположения. Если нервное окончание „лазающего" типа лежит среди рыхлорасположенных мышечных волокон, то оно имеет такой вид, как на рис. 3. Если же нервное окончание помещается среди плотноприлегающих друг к другу мышечных волокон или пучков, то оно имеет более компактный вид, как окончание, изображенное на рис. 4. Иногда окончание „лазающего" типа занимает очень большое пространство. Рис. 5 представляет собою деталь очень обширного окончания. На рисунке видны два параллельно идущих мякотных волокна, теряющих свою мякоть и образующих всю сложную сеть концевого нервного аппарата. На препарате можно проследить, что эти две мякотных веточки происходят от одного более толстого мякотного волокна. Мы уже отмечали, что одно и то же нервное волокно может давать окончания сразу на нескольких мышечных волокнах. Случается, что одно и то же нервное волокно дает два окончания различной формы: одно окончание типа нервно-мышечного веретена, а другое „лазающего" типа. Кроме того, довольно часто попадаются такие формы окончаний, которые можно по их структуре называть переходными от одного типа окончаний к другому. Поэтому не лишено оснований предположение, что оба установленные нами типа окончаний по существу своему однозначны и структурная разница их зависит только от местоположения. И тот и другой тип окончаний являются окончаниями мякотных волокон крупного и главным образом среднего калибра. Из всего разнообразия описанных нами форм следует, видимо, выделить, как некоторые специфические формы, те окончания, которые снабжены специальными клетками. Нужно отметить, что большинство рецепторов миокарда не имеют специальных клеток, поэтому могут быть названы свободными окончаниями, но среди группы „лазающих" окончаний встречаются окончания, очень обильно снабженные такими клетками. В этих случаях рецептор представляет собой группу специальных клеток с крупными светлыми ядрами, вокруг которых вьются терминальные разветвления нервного волокна. Иногда такие нервные аппараты напоминают встречающиеся в предсердиях островки гломусной ткани. Однако форма, вид и характер окраски у гломусных клеток совсем иной. Окончания с большим количеством специальных клеток встречаются главным образом в рыхлорасположенных мышечных пучках или в соединительнотканных прослойках между ними. Наличие или отсутствие специальных клеток, входящих в состав рецепторов миокарда, кажется нам заслуживающим внимания именно с той точки зрения, что, очевидно, здесь следует искать разницу в специфике этих аппаратов с гораздо большим правом, чем в структурных различиях их разветвлений, форме концевых пластинок и т. п. Однако среди многообразия приведенных нами форм рецепторов встречаются настолько характерные, как, например, окончания типа нервно-мышечного веретена, что приведенная нами структурная классификация напрашивается сама собой. С другой стороны, нам до сих пор мало известно о связи между формой и функцией нервных окончаний. Вот почему приведенная нами структурная классификация рецепторов миокарда является пока единственным путем для их описания.

Кроме рецепторов, находящихся в непосредственной связи с мышечными волокнами, мы неоднократно наблюдали в соединительнотканных прослойках

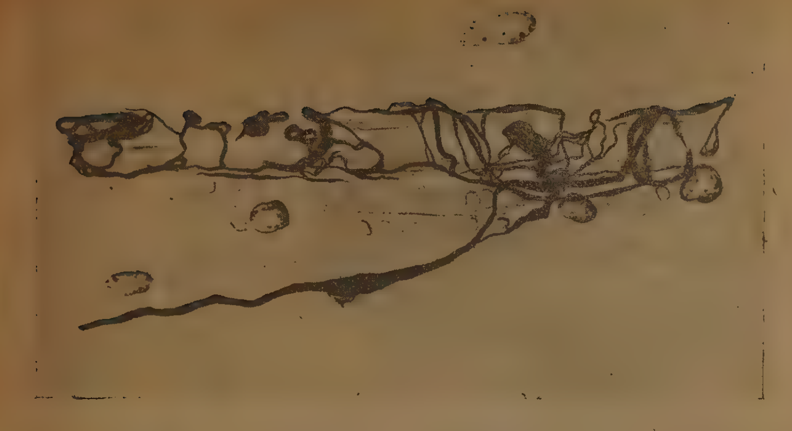


Рис. 1. Чувствительное окончание в миокарде типа нервно-мышечного веретена. Правое предсердие кошки



Рис. 2. Простое окончание типа нервно-мышечного веретена в миокарде. Правое предсердие кошки



Рис. 3. Чувствительное окончание „лазающего“ типа в миокарде. Правое предсердие кошки. Рядом с мышечными волокнами видны ядра специальных клеток, входящих в состав окончания, около которых оканчиваются терминальные колечки и пластинки рецептора

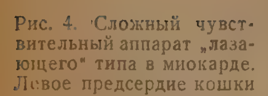


Рис. 4. Сложный чувствительный аппарат „лазающего“ типа в миокарде. Левое предсердие кошки

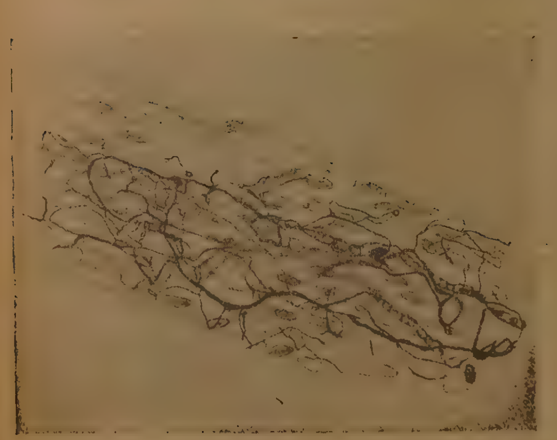


Рис. 5. Деталь очень обширного чувствительного аппарата „лазающего“ типа в миокарде. Видны две коллатерали мякотного волокна, которые, теряя свою мякоть, образуют этот аппарат. Некоторые из терминальных разветвлений рецептора имеют тесный контакт с капиллярами, идущими в районе этого окончания. Левое предсердие кошки

между мышечными волокнами чувствительные аппараты, которые, очевидно, видали в свое время Смирнов и Лаврентьев. В большинстве случаев это простые чувствительные кустики, относящиеся к типу свободных нервных окончаний. Они образуются волокнами, теряющими свою мякоть задолго до образования окончаний, или колатераллями мякотных волокон, дающих рецепторы миокарда, и происходят из общего для всех видов окончаний сплетения мякотных волокон миокарда.

Рецепторы коронарных сосудов

Найденные нами рецепторы на мелких коронарных сосудах по принципу своего строения очень похожи на описанные рецепторы миокарда. Простой тип чувствительного окончания на капилляре представлен на рис. 6. Бегущее по капилляру нервное волоконце образует на его поверхности две маленьких фибриллярных пластинки. В более сложных окончаниях на капиллярах и мелких сосудах видно, что подходящее к сосуду мякотное волокно теряет свою мякоть и, обвиваясь вокруг сосуда, образует на нем разветвления которые оканчиваются фибриллярными пластинками и петельками (рис. 7) Внешний вид такого окончания очень напоминает рецепторы типа нервно мышечного веретена.

На рис. 8 представлен очень интересный случай связи между чувствительным аппаратом на мелкой вене с рецептором на рядом лежащей мышце. На рисунке видно, что одно и то же волокно, образуя очень сложное окончание на сосудах, дает веточку к рядом лежащему мышечному волокну, на котором она образует, в свою очередь, сложный рецептор „лазающего" типа. Этот факт „обслуживания" одним и тем же нервным чувствительным волокном двух различных систем, в данном случае мышцы и сосуда, заслуживает большого внимания. Во многих рецепторах миокарда можно проследить те же отношения (рис. 5). Капилляры, лежащие в районе рецепторов, получают окончания от терминальных разветвлений волокон, образующих этот рецептор. Таким образом, очевидно, что одно и то же волокно получает стимул и с сосуда и с мышцы.

В мышечной стенке коронарных артерий среднего калибра нам также удалось наблюдать афферентные окончания. На рис. 9 изображен разрез стенки коронарной артерии, в мышечной оболочке которой располагается нервное окончание. Оно представляет собою характерное для рецепторов дихотомическое ветвление нервного волокна, концевые нити которого маленькими пластиночками оканчиваются на мышечных клетках сосуда.

В стенках более крупных коронарных сосудов мы, так же как и другие авторы, наблюдали большое количество чувствительных окончаний в адвентиции и в соединительной ткани, окружающей сосуд. Последние представляют собою очень своеобразные нервные аппараты, снабженные большим количеством специальных клеток. Рис. 10 дает представление о таком сложном рецепторе, внутри которого среди специализированных клеток разветвляются и заканчиваются терминальные веточки нервного волокна. На рисунке видно, что одно из ветвлений нервного волокна выходит за пределы этого окончания и образует на гладкой мускулатуре сосуда типичное чувствительное окончание.

В мышечных оболочках крупных вен мы наблюдали большое количество рецепторов, напоминающих рецепторы миокарда и описанные Nonidez под названием „перимускулярных" чувствительных окончаний.

Рецепторы проводящего пучка

Лаврентьевым и Гурвич-Лазовской впервые показано, что в соединительнотканных прослойках между волокнами атриовентрикулярного пучка имеются

чувствительные окончания, несколько напоминающие эндокардиальные рецепторы. Nonidez у кошек видел на мышечных элементах проводящего пучка (в области синоатриального узла) такие же чувствительные окончания, какие он описывает в мускулатуре крупных вен под названием „перимускулярные“ окончания.

Мы также располагаем наблюдениями над афферентной иннервацией проводящего пучка. На рис. 11 можно видеть довольно сложное чувствительное окончание, расположенное среди мышц проводящего пучка. Рисунок представляет собою деталь очень обширного нервного окончания. Следует отметить своеобразие этого окончания, заключающееся в том, что в состав нервного аппарата входит большое количество клеток, напоминающих соединительнотканные элементы. Некоторые нервные веточки оканчиваются на них колечками; часть же терминальных разветвлений этого окончания заканчивается непосредственно на мышечных волокнах проводящего пучка.

Распределение рецепторов миокарда и коронарных сосудов

На основании имеющегося у нас материала можно сказать, что миокард предсердий очень обильно снабжен чувствительными окончаниями. Мы находили их и в правом и в левом предсердиях. Особенно часто их удается увидеть на задней стенке правого предсердия и в области перегородки предсердий. Вследствие очень большой трудности окраски этих окончаний детального распределения их наблюдать не удавалось. Ни разу не удалось получить чувствительных окончаний в миокарде ушков, желудочков и в перегородке желудочков. На основании нашего материала можно было бы сделать предположение, что они имеются только в предсердиях. Однако, как уже указывалось, Berkley видел в миокарде желудочков какие-то окончания. Смирнов и Nettlshipp указывают также на существование чувствительных окончаний в эндокарде желудочков. Весьма вероятно, что миокард желудочков имеет рецепторные аппараты, которые нам обнаружить не удалось.

Останавливаясь на распределении рецепторов мелких коронарных сосудов, мы должны прежде всего отметить большую трудность получения их нашей методикой. Мы наблюдали их в тех же местах, что и рецепторы миокарда — в правом и левом предсердии и в перегородке предсердий. Большинство найденных нами рецепторов располагается на капиллярах и венах.

Обсуждение

Благодаря успехам современной нейрогистологии имеется целый ряд доказательств афферентной природы найденных нами нервных аппаратов в миокарде и на коронарных сосудах. Моторные нервные волокна и их окончания в сердечной мускулатуре неоднократно описывались многими авторами. Перерожденные, после выключения звездчатого узла, симпатические волокна прослежены нами в сердце кошки вплоть до терминального сплетения, и по их ходу мы ни разу не видали каких-либо сложных нервных окончаний. То же самое известно из работ Nettlshipp и Schimmert. Таким образом нельзя относить описываемые нами окончания в миокарде к моторным окончаниям симпатического нерва. Окончания, которые мы наблюдали в миокарде, являются концевыми разветвлениями толстых и среднего калибра мякотных нервных волокон. Известно, что постганглионарные волокна блуждающего нерва в сердце безмякотны. На этом основании окончания, которые мы описывали в миокарде, нельзя поставить в связь с постганглионарными моторными волокнами блуждающего нерва. Наиболее убедительным доказательством их афферентной природы является еще и то обстоятельство, что одно и то же нервное волокно дает окончание и на мышцах и в соединительной ткани. Те же самые рассуждения могут быть применены для доказательства аффе-

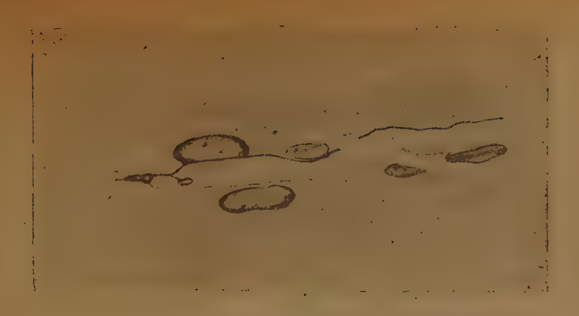


Рис. 6. Простое чувствительное окончание на капилляре Миокардлевого предсердия кошки



Рис. 7. Сложное чувствительное окончание на коронарном сосудике. Миокард правого предсердия кошки

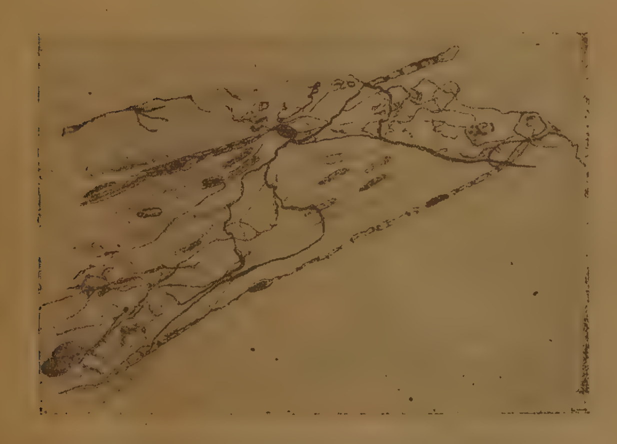


Рис. 8. Ветвление чувствительного волокна с образсванием окончаний на сосуде и мышце

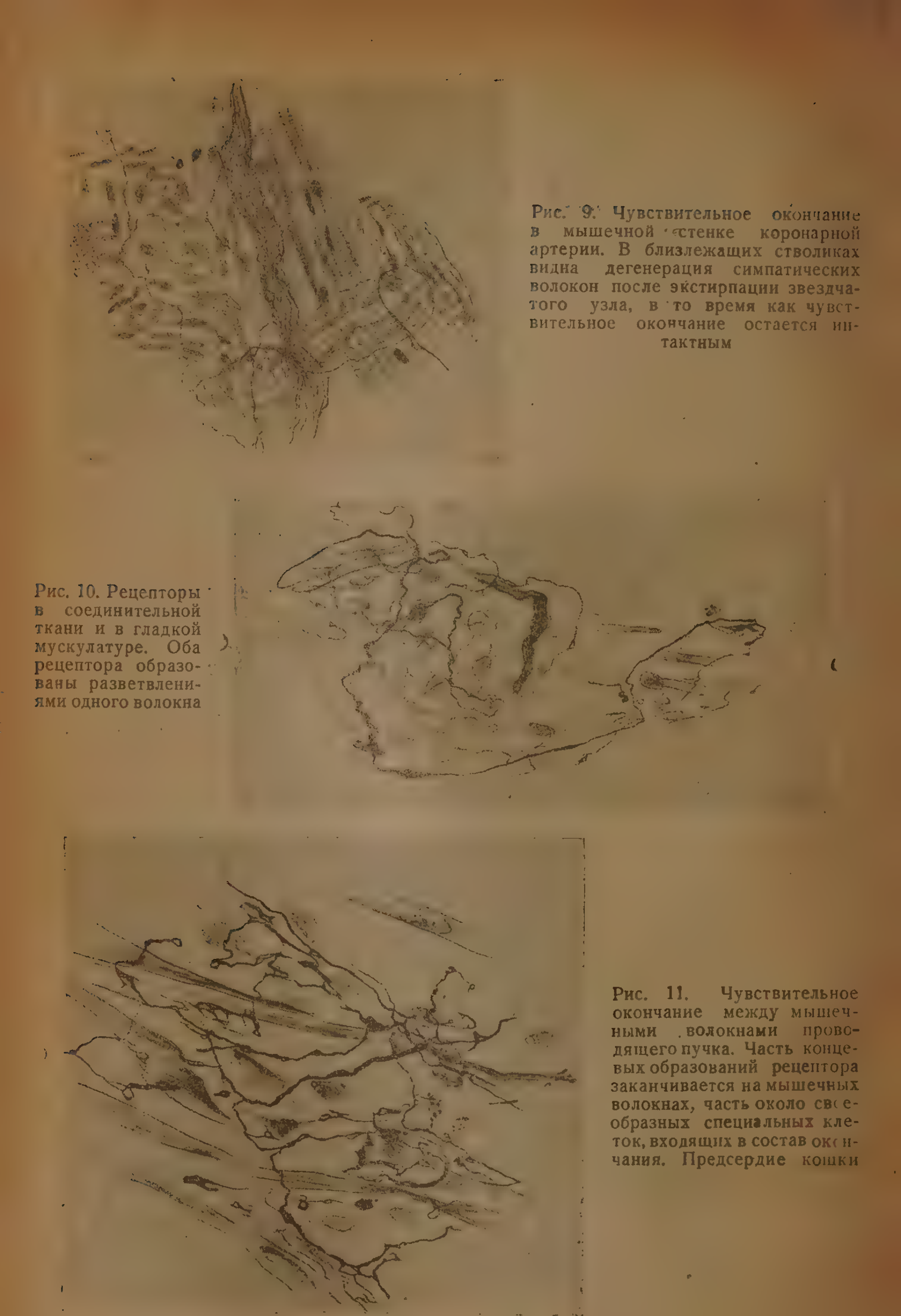


Рис. 9. Чувствительное окончание в мышечной стенке коронарной артерии. В близлежащих стволиках видна дегенерация симпатических волокон после экстирпации звездчатого узла, в то время как чувствительное окончание остается интактным

Рис. 10. Рецепторы в соединительной ткани и в гладкой мускулатуре. Оба рецептора образованы разветвлениями одного волокна

Рис. 11. Чувствительное окончание между мышечными волокнами проводящего пучка. Часть концевых образований рецептора заканчивается на мышечных волокнах, часть около своеобразных специальных клеток, входящих в состав окончания. Предсердие кошки

рентной природы окончаний, наблюдаемых нами на коронарных сосудах. Наконец, решающее доказательство дает экспериментальное исследование, которое нами проводилось и которое показало, что при выключении моторных проводников, идущих к сердцу, в момент наибольшей их дегенерации эти окончания в миокарде и на коронарных сосудах остаются интактными.

Мы находим, что вышеупомянутых данных вполне достаточно, чтобы считать эти окончания рецепторами миокарда и коронарных сосудов. Миокард, при удачных случаях обработки нервной ткани по методу Бильшовского-Грос, выглядит насыщенным чувствительными окончаниями, как это описывалось Догелем и Михайловым и другими авторами, изучающими афферентные окончания в эндо- и эпикарде методом медиленовой сини. Таким образом, ясно, что все отделы сердечной стенки млекопитающих имеют богатейшую афферентную иннервацию. При изучении сердечных рецепторов мы видим среди них большое структурное различие. В эндокарде и перикарде сердца имеются самые разнообразные формы чувствительных окончаний как простые, свободные, так и сложные, снабженные большим количеством специальных клеток. В миокарде мы также видим всевозможные формы рецепторов, начиная от очень простых арборизаций чувствительных волокон и кончая очень сложными рецепторами, чрезвычайно специфическими по форме или снабженными специальными клетками. В настоящее время почти ничего не известно о связи между формой и функцией нервных окончаний. Однако постепенно начинают накапливаться данные о том, что существует принципиальная разница между так называемыми свободными и несвободными нервными окончаниями. Heringa, Boeke, Лаврентьев давно уже указывают на физиологическое значение протоплазматических элементов в составе нервных окончаний. Лаврентьевым в последнее время неоднократно высказывалась мысль о существенной роли специальных клеток в составе нервных окончаний, как проводников и трансформаторов нервного возбуждения. Работами Adrian и его школы показано, что процесс адаптации к воздействующим постоянным раздражителям протекает в различных чувствительных нервных окончаниях по-разному. Если посмотреть на исследование Adrian с морфологической точки зрения, то становится ясной зависимость способности чувствительного аппарата к адаптации от оснащения его специальными клетками.

Специального внимания заслуживает найденный нами феномен плюривалентной иннервации. Наши данные, полученные на сердце, в настоящее время подкреплены целым рядом наблюдений такого же характера на других органах, сделанных в лаборатории Лаврентьева. Альтшуль наблюдал плюривалентную чувствительную иннервацию в стенке кишечника, Лаврентьев и Шац — в желудке, мы — в мочевом пузыре, Ляховецкий — на мозговых оболочках. Эти наблюдения чрезвычайно напоминают общеизвестную схему Bayliss для сосудорасширителей. В основе представления Bayliss лежит закон антидромного проведения импульса по нервному волокну. Вторым условием, на котором покоится схема Bayliss, является наличие ветвлений на периферии осевого цилиндра чувствительных нейронов. Наши данные, как и данные Альтшуля и Ляховецкого, являются окончательным подтверждением того, что афферентный аксон на периферии ветвится и образует окончания одновременно на различных отделах иннервируемого органа. Таким образом, схема Bayliss получает совершенно твердое морфологическое обоснование. В физиологии хорошо известен факт антидромного расширения сосудов при непосредственном раздражении рецепторов с периферии. Что это, действительно, аксон-рефлекс, доказано экспериментально с помощью перерезки задних корешков. Вот почему уместно поставить вопрос: не являются ли некоторые из описанных нами рецепторов коронарных сосудов одновременно и вазодиллататорами?

В настоящее время наши наблюдения над афферентной иннервацией миокарда и коронарных сосудов, сделанные на сердце кошки, получили подтверждение в работе Выропаева из лаборатории Б. И. Лаврентьева. Выропаев

в человеческом сердце нашел рецепторы в миокарде и на коронарных сосудах в предсердиях.

Выводы

1. Методом импрегнации нервной ткани по Бильшовскому-Грос были обнаружены в миокарде предсердий кошек чувствительные окончания на мышечных волокнах и на коронарных сосудах и капиллярах.

2. Можно различать два типа чувствительных окончаний в миокарде: окончания, построенные по типу нервно-мышечных веретен, и тип „лазающих" по мышцам и среди соединительнотканных прослоек между мышцами чувствительных нервных окончаний.

3. Оба типа рецепторов чрезвычайно разнообразны по структуре. Некоторые из „лазающих" окончаний снабжены специальными клетками. Иногда чувствительное волокно делится на коллатерали, образующие различные типы окончаний.

4. Окончания мякотных чувствительных волокон на коронарных сосудах имеют сложный вид с разнообразной формой концевых образований. На капиллярах и в мышечной стенке крупных коронарных артерий встречаются более простые по форме окончания.

5. Можно наблюдать плюривалентную иннервацию чувствительных волокон в миокарде. Одно и то же волокно, ветвясь, образует окончания и на мышечных волокнах и на сосуде. Эти наблюдения говорят в пользу теории антидромного расширения сосудов и существования периферической рефлекторной дуги, осуществляющей передачу импульсов по типу аксон-рефлекса.

6. Рецепторы миокарда и коронарных сосудов являются разветвлениями средних и толстых мякотных волокон, идущих в миокарде.

7. В момент наибольшей дегенерации при перерезке афферентных нервных проводников описываемые окончания остаются интактными, что служит, наряду с общепризнанными морфологическими доказательствами, одним из основных доказательств их афферентной природы.

Отдел морфологии
Всесоюзного института
экспериментальной
медицины

Поступило
24. XI. 1943

ЛИТЕРАТУРА

Альтшул А. С. Бюлл. эксп. биол. и мед., 10, 1—2, 1940.
Ляховецкий А. М. Арх. анат., гист. и эмбриол., 20, 1, 1939.
Плечкова Е. Бюлл. эксп. биол. и мед., 1, 6, 418—419, 1936.
Шмидт В. Русск. арх. пат. и клин. мед. и бакт., 4, 314, 1897.
Эдриан. Основы ощущений, Госмедиздат, 1931.
Bayliss. J. Physiol., 26, 1900—1901.
Berkley. Anat. Anz., 9, 33, 1894.
Boeke J. Cytology and Cellular Pathology of the Nervous System. Ed. by Penfield, New-York, 1, 1932.
Dogel A. S. Arch. mikr. Anat., 52, 44, 1898.
Heringa. G. Verl. d. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterd., 21, 1, 1920.
Lawrentjew B. J. Z. mikr.-anat. Forsch., 16, 3, 1929.
Lawrentjew B. J. u. Gurwitsch-Lasowskaya A. S. Z. mikr.-anat. Forsch., 21, 4, 1930.
Michailov S. Anat. Anz., 32, 97, 1908.
Nettlshipp W. Anderson. J. Comp. Neurol., 64, 1936.
Nonidez L. Amer. J. Anat., 61, 1937.
Schimmert. Z. Zellforsch., 27, 1, 1937.
Smirnov A. Anat. Anz., 10, 737, 1895.
Woollard H. J. Anat., 60, 345, 1926; Heart, 13, 319—336, 1926.

E. K. PLECHKOVA. RECEPTORS IN THE MYOCARDIUM AND CORONARY VESSELS COMMUNICATION I

Summary

Sensory nerve endings located directly on the musculature and in the intermediate connective tissue layers, between the muscles, were obtained in the myocardium of the auricles in cats by the Bielschovsky-Gros method.

Our material shows that in some places the myocardium of the auricles is rich in receptors.

The receptors of the myocardium take their origin from large and medium-sized myelinated fibres.

According to the character of their structure the receptors of the myocardium may be subdivided into two types:

1) receptors reminding neuromuscular spindles of the skeletal musculature,
2) receptors „climbing“ upon the muscle fibres.

The receptors of the first type are encircling with their terminal branches the muscle fibres forming upon their surface terminations of various form in the shape of minute rings and lattices.

The receptors of the „climbing“ type met among loose muscle bundles and touching them with their terminations sometimes form large receptive areas. The receptors of this type supply as well the tissue of the conducting system of the heart.

The receptors of the first type do not contain special cells. In some receptors of the „climbing“ type a great number of such cells is observed.

Frequently the same sensory fibre running in the thickness of the myocardium gives off branches which form endings on the muscle fibres and in the intermediate connective tissue layers between the muscles. Such phenomena may be termed as polyvalent innervation and furnish an essential proof of the afferent nature of the described endings.

Large and small coronary vessels and capillaries are also innervated by sensory fibres and we obtained with the Bielschovsky-Gros method nerve endings supplying the reception of the coronary vessels of any calibres up to the capillaries.

Largely developed and complex nerve endings lying in the adventitium of large and small coronary vessels are most frequently impregnated after Bielschovsky-Gros. Sometimes these complex receptors are richly supplied with special cells.

As often observed, receptors lying in the intermediate connective tissue layers send twigs into the tunica media terminating there with minute rings and buttons on the surface of the muscular cells. The receptors of small coronary vessels and capillaries remind by their appearance those of the type of neuromuscular spindles found by us in the myocardium. Usually the sensory fibre reaching the vessel loses its myelin sheath and encircles the vessels with its terminal branches or embraces it forming upon its surface terminations similar to those recognized on the surface of the muscle fibres.

The structure of the receptors on the capillaries is simpler, they often represent single receptive plates.

In our material we find cases of strongly marked polyvalent innervation of the coronary vessels and of the myocardium by the same sensory nerve fibre.

The sensory nerve fibre ramifies forming by its branches receptors on the coronary vessel and on the adjacent cardiac muscle. Similar relations are observed in large and medium-sized coronary vessels. The same fibre forms endings in the connective tissue and in the muscular coat of the vessel.

In the extended „climbing“ receptors of the myocardium capillaries are often seen to be innervated by the terminations of those receptors.

These observations are at present confirmed in the Lawrentjews laboratory. Altschuhl observed the polyvalent sensory innervation in the intestinal wall, Lawrentjew and Shatz — in the stomach, we observed it in the urinary bladder and Ljachovetzky on the meninges.

The phenomena of polyvalent innervation observed by us speak in behalf of the theory of the antidromic vasodilatation and of the existence of the peripheral reflex arch effecting the transmission of impulses according to the type of the axone reflex.

The existence of the receptors in the myocardium is confirmed at present on the human material by Vyropajev.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADEMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук № 5, 1944 Classe des sciences biologiques

О. В. ЧЕКАНОВСКАЯ

ДЕТЕРМИНАЦИЯ И РЕГУЛЯЦИЯ ТУЛОВИЩНО-ХВОСТОВОГО ОТДЕЛА У МИНОГИ

(*Представлено академиком* **А. А. Заварзиным**)

В общем ходе морфогенеза позвоночных стадия хвостовой почки играет значительную роль и представляет интерес как для изучения роста и дифференциации различных зачатков, так и для выяснения их детерминации.

Исследование презумптивных зачатков хвоста у амфибий и рыб выявило много общего в их возникновении, топографии и дальнейшем развитии. Так, у амфибий, по данным Bijtel, мезодерма хвоста уже вполне обособлена на стадии средней неврулы и занимает некоторую область в заднем отделе медуллярной пластинки. При пересадках этого участка развивается нормальная мезодерма хвоста. У рыб (*Fundulus heteroclitus* и *Epiplatys fasciolatus*), как показала Oppenheimer, материал мезодермы хвоста лежит в передней части бластодиска и постепенно перемещается к дорзальной губе бластопора. При удалении части бластодиска, лежащей на 180° от дорзальной губы бластопора, и культивировании ее вне организма образуется хвостоподобное тело, очень напоминающее по форме нормальный хвост, но без гистологической дифференциации. При изолировании этого же участка на более поздней стадии непосредственно после закрытия бластопора образуется уже хвост с соответствующей гистологической дифференцировкой.

Аналогичные данные в отношении хвостовой мезодермы получил Vanderbroek, изучавший процесс гаструляции и невруляции у *Scyllium canicula*. Применяя метод прижизненной маркировки, Vanderbroek удалось показать, что хвостовая мезодерма, расположенная в боковых краях бластодиска, в течение развития перемещается к бластопору и собирается на дорзальной стороне его в виде небольших лопастей. Сразу же после закрытия бластопора на месте последних возникает хвостовая почка, развивающаяся в нормальный хвост. Таким образом, обособление и детерминация хвостового зачатка у рыб и амфибий происходит уже на стадии неврулы.

В развитии хвостового отдела миноги имеется ряд особенностей, которые сильно отличают ее от рыб и амфибий. Видимая снаружи хвостовая почка у миноги появляется только в постэмбриональный период и достигает своего окончательного развития только на 16—18-й день после вылупления из яйцевых оболочек. Такое позднее возникновение хвостовой почки, повидимому, стоит в связи с длительным периодом роста туловища, который заканчивается у миноги очень поздно. К сожалению, литература по развитию хвостовой почки миноги очень скудна и сводится к единственной работе Hatta, который дает очень схематичное описание нескольких стадий развития хвостового отдела, почти не иллюстрируя его.

Хвостовая мезодерма, по Hatta, располагается на стадии гаструлы с вентральной стороны бластопора: позже, ко времени закрытия его, когда зародыш содержит уже 17—18 сомитов, мезодерма начинает постепенно перемещаться

на дорзальную сторону его и окончательно локализуется в виде хвостовой почки только на 14—16-й день. К этому времени у амфибий и рыб имеется не только хвостовая почка, но уже хорошо дифференцированный хвост. Хотя основные процессы перемещения материала, связанные с образованием хвостовой почки у рыб, амфибий и миноги, протекают в общем сходно, однако время и характер процесса детерминации хвостовой области у миноги остается невыясненным. В связи с более поздним видимым обособлением хвостовой почки у миноги по сравнению с другими позвоночными этот вопрос приобретает особый интерес. Заканчивается ли детерминация лишь к моменту образования хвостовой почки, когда уже туловище вполне сформировано, или же локализация и детерминация хвостового зачатка миноги происходят на более ранних стадиях развития? В связи с этим мною были предприняты опыты по трансплантации хвостового зачатка на разных стадиях развития.

Предлагаемое краткое сообщение имеет целью осветить только основные моменты, полученные в результате проведения этих опытов. Детальный анализ этого материала и разбор соответствующей литературы будет дан впоследствии в более развернутой статье.

Каждый раз пересаживалась топографически одна и та же область. На поздней гаструле и невруле — область, лежащая впереди бластопора, на более поздних — тот же самый участок впереди anus. Трансплантат пересаживался всегда в боковую стенку тела другого зародыша того же возраста. Приживление протекало очень быстро, и через 10—15 минут на боку реципиента отчетливо намечался бугорок, представлявший собой пересаженный участок. После операции доноры всегда сохранялись, над ними велись прижизненные наблюдения, а по истечении определенного срока они фиксировались одновременно с реципиентом. Затем подсчитывалось количество неповрежденных мышечных сегментов донора и общее количество сегментов реципиента и путем сравнения этих величин выяснялось, какому количеству недостающих сегментов донора соответствовал трансплантат. Кроме того, производился подсчет мышечных сегментов и самого реципиента. Так как донор и реципиент в момент операции находились на одной и той же стадии развития (развитие реципиента, как правило, протекало нормально), то общая сумма неповрежденных передних сегментов донора и сегментов трансплантата соответствовала примерно количеству сегментов реципиента, т. е. норме. Этот метод давал возможность определить, с каким последним мышечным сегментом трансплантата мы имеем дело. Опыты велись, начиная со стадий поздней гаструлы и кончая стадией, когда головной отдел уже вполне сформирован.

Условно мною выбраны VIII стадий.

I — поздняя гаструла, II — ранняя неврула, III — средняя неврула, IV — поздняя неврула с только что сомкнувшимися медуллярными валиками. Весь хордо-невро-мезодермальный зачаток в области дорзальной губы бластопора состоит из однородных клеток эмбрионального типа, сильно загруженных желтком.

V — самое начало видимого обособления головы. Задний отдел осевой части зародыша, лежащий впереди бластопора, состоит так же как и на предыдущей стадии из сплошной массы недифференцированных клеток эмбрионального типа. Для того, чтобы в дальнейшем не повторяться, укажу, что эта область на всех стадиях имеет одну и ту же картину.

VI — голова хорошо обособилась, имеет вид лопасти. В заднем отделе то же, что и на предыдущей стадии.

VII — головной отдел вполне дифференцирован. Намечается ротовое углубление. Появляются первые сократительные движения в головном отделе. В заднем отделе то же.

VIII — пескоройка за 3 дня до вылупления из яйцевых оболочек. Тело в виде реторты. В заднем отделе то же. Хвостовой почки еще нет.

IX — пескоройка за один день до вылупления из оболочек.

I стадия. Зародыши на стадии поздней гаструлы очень плохо переносят операцию. Как правило, погибает очень большой процент, и поэтому довести хотя бы небольшое количество их до поздних стадий почти невозможно. Больше 3—4 дней оперированные зародыши не живут. Из 12 гаструл продолжали дальнейшее развитие до поздней неврулы только две: один донор и один реципиент (рис. 1). В результате операции у обоих зародышей наблюдалась общая задержка в развитии, понижение жизнеспособности, помутнение тканей и т. д. В особенности это относится к реципиенту. По сравнению с донором он несколько больше отстает в развитии и деструктивные явления по внешнему виду у него выступают резче. Эпителий местами образует углубления, ткани выглядят непрозрачными и т. д. Трансплантат не развивается. Микроскопическое изучение срезов через реципиент показало, что здесь, действительно, имеют место далеко зашедшие деструктивные процессы. Во всех тканях хорошо видны явления распада: некротизированные ядра, неясные границы клеток и т. д. Поэтому говорить о степени дифференциации тканей очень трудно. О трансплантате можно сказать одно: он состоит из массы однородных, недифференцированных клеток эмбрионального типа.

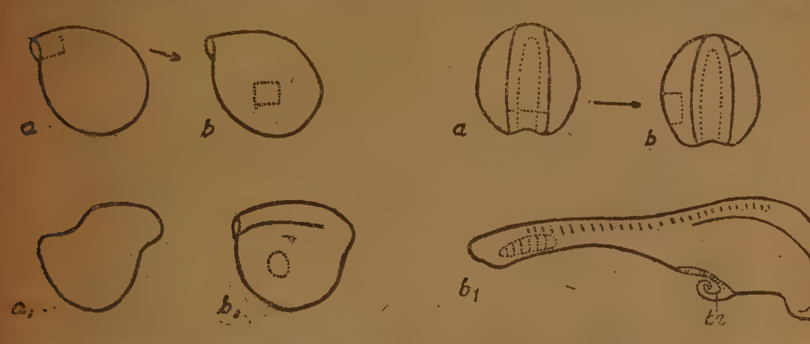


Рис. 1. Результаты опыта трансплантации на стадии I (поздняя гаструла). a — донор; b — реципиент; a_1 — донор через 3 дня; b_1 — реципиент через 3 дня. Пунктиром отмечен пересаженный участок

Рис. 2. Результаты опыта трансплантации на стадии II (ранняя неврула). a — донор; b — реципиент; b_1 — реципиент через 6 дней. Общее количество сегментов — 66, tr — трансплантат — 17—21 сегмент

Переходя к донору, нужно отметить, что он обнаружил, как уже указывалось выше, несколько меньшую задержку в развитии, чем реципиент, однако дальше стадии поздней неврулы не продвинулся.

В результате удаления области дорзальной губы бластопора получился зародыш, у которого была нормально представлена только передняя часть, соответствующая будущему головному отделу. Вся задняя область отсутствовала. На серии поперечных срезов отчетливо видно, что развитие зародыша протекало атипически.

Нервная система имеет вид пластинки, не замкнувшейся в трубку, хорда и мезодерма еще не успели выделиться из состава архентерона. В заднем отделе, на месте экстирпации, наблюдается незначительное скопление недифференцированных клеток эмбрионального типа.

Таким образом, на основании этих опытов можно говорить, что область дорзальной губы бластопора, пересаженная на стадии поздней гаструлы, не обнаруживает никаких видимых признаков роста и дифференциации.

У донора, после удаления этой же области, явлений регенерации не наблюдается. Повидимому, преждевременный срок фиксации донора, вызван-

ный плохим состоянием его, был недостаточен для того, чтобы могли проявиться регенеративные явления.

II стадия — ранняя неврула — столь же чувствительна к операциям, как и первая. Из 16 оперированных зародышей (доноров и реципиентов) удалось наблюдать развитие в течение 6 дней только у одного реципиента. Все остальные погибли в течение ближайших двух дней после операции.

За 6 суток трансплантат, находящийся на брюшной стенке реципиента, достиг значительной величины. Первоначально округлый бугорок постепенно вытягивался, принимая овальную форму, и к концу шестого дня превратился в очень длинный валик (рис. 2). На первый взгляд он очень напоминает вторичного эмбриона, какие обычно получаются при эмбриональной индукции у амфибий, и был получен у миноги (Bytinsky-Salz). Однако при более внимательном рассмотрении оказывалось, что это только часть туловища. Ни головы, ни хвоста не было (последний нормально образуется значительно позже). На просветленном тотальном препарате хорошо видно строение зародыша. Вдоль по средней линии трансплантата тянется нервная трубка и хорда, а по бокам от них расположены мышечные сегменты числом от 17 до 21. Границы миотомов очень отчетливы, произвести подсчет их не составляет никакого труда. Видимого снаружи хвостового зачатка еще нет.

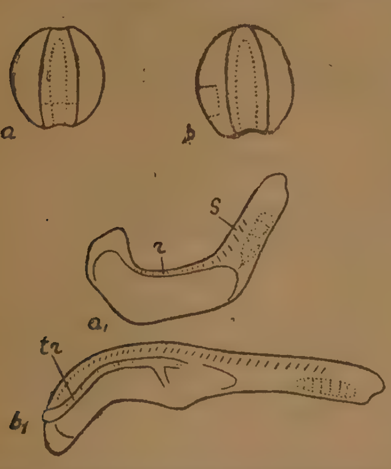


Рис. 3. Результаты опыта трансплантации на стадии III (средняя неврула). *a* — донор; *b* — реципиент; a_1 — донор через 8 дней; b_1 — реципиент через 8 дней; *S* — 17—19 неповрежденных передних мышечных сегментов донора; *r* — 26—28 регенерировавших сегментов; реципиент — всего сегментов 52—55; *tr* — трансплантат — 26—29

Таким образом, результаты этих опытов показывают, что на стадии ранней неврулы область, лежащая впереди бластопора, представляет собою туловищный зачаток, уже детерминированный в направлении туловища, и при трансплантации его развивается отдел, содержащий до 21 мышечного сегмента. О хвостовом зачатке сказать что-либо определенное очень трудно, так как мы не знаем, какому сегменту тела соответствует в норме последний 21-й сегмент трансплантата. Это можно было бы решить только в том случае, если бы был налицо донор. Тогда, суммируя нетронутые передние сегменты донора со всеми сегментами трансплантата, можно было бы приблизительно получить общее количество сегментов всего тела. После сравнения с количеством сегментов реципиента (который развивался вполне нормально) можно было бы довольно точно сказать, имеется хвостовой зачаток в трансплантате или нет. Сделать этого мы не можем, так как в нашем опыте сохранился только реципиент. Мы можем сказать одно: у реципиента 66 мышечных сегментов; хвост появляется только на 14—16-й день после оплодотворения, когда у зародыша 67—69 сегментов. Следовательно, трансплантат, который по возрасту более или менее соответствует реципиенту, не может еще иметь хвостового зачатка.

III стадия. Средняя неврула тоже очень чувствительна к операциям. В большинстве случаев получаются уродливые зародыши, но процент смертности на этой стадии несколько ниже. Поэтому удалось наблюдать дальнейшее развитие уже у нескольких зародышей. Результаты этих опытов получились

однородные. Уже на второй день после операции отчетливо заметен рост трансплантата. Он начинает постепенно расти в каудальном направлении вдоль осевых органов реципиента и к концу восьмого дня достигает значительных размеров. Хвостового зачатка снаружи не видно (рис.3 $в_1$).

На просветленном тотальном препарате хорошо видна нервная система, хорда и 26—29 мышечных сегментов. Границы сегментов очень отчетливы, контуры нервной трубки и хорды нормальны. Микроскопическое изучение срезов через трансплантат вполне подтверждает вышесказанное. Все осевые органы хорошо развиты, имеют нормальное гистологическое строение

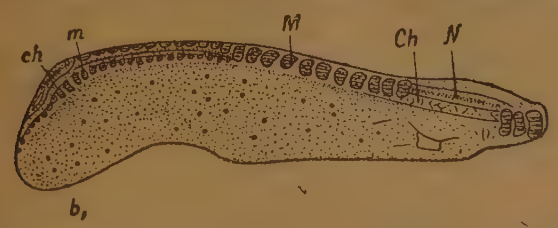


Рис. 4. Сагиттальный разрез через реципиент. *M* — мышечные сегменты реципиента. *Ch* — хорда реципиента; *N* — нервная трубка реципиента; *m* — мышечные сегменты трансплантата; *ch* — хорда трансплантата

и ничем не отличимы от аналогичных органов реципиента (рис. 4 $в_1$). Единственный признак, отличающий их от неоперированных зародышей, — это размеры. Все органы трансплантата значительно меньше и тоньше.

Итак, область дорзальной губы бластопора на стадии средней неврулы оказывается уже детерминированной и при пересадках дает отдел туловища, содержащий до 29 мышечных сегментов. Если сопоставить эти данные

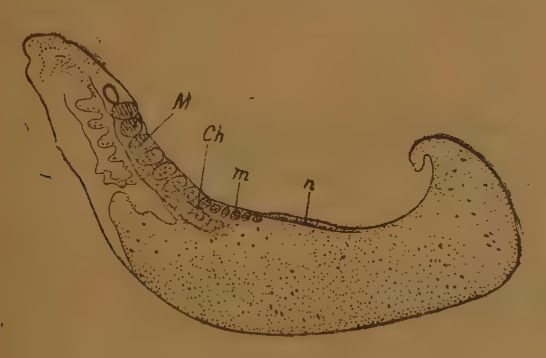


Рис. 5. Сагиттальный разрез через донора. *M* — неповрежденные мышечные сегменты в переднем отделе; *Ch* — хорда на месте ампутационного разреза; *m* — регенерировавшие мышечные сегменты; *n* — регенерировавшая нервная трубка

с количеством неповрежденных сегментов донора (13—14 головных + 4—5 переднетуловищных), то окажется, что из трансплантата развивается средний и отчасти передний отделы туловища. В самом деле, передний неповрежденный отдел донора содержит 17—19 мышечных сегментов, а трансплантат — 26—29. Следовательно, общее количество сегментов донора должно быть равным 43—48. Реципиент имеет 52—55 сегментов. Отсюда последний 29-й сегмент трансплантата соответствует среднему отделу тела.

Доноры в результате операции всегда оказывались недоразвитыми и мало жизнеспособными. В подавляющем большинстве случаев они погибают в ближайшие два дня после операции. Только в двух случаях удалось наблюдать развитие в течение 8 суток. К этому сроку получились уродливые, недоразвитые личинки, состоящие как бы из двух резко разнящихся частей: нормально развитого головного отдела, в котором отчетливо видны нервная система, хорда и 17—19 хорошо развитых мышечных сегментов, и деформированного туловищного отдела, совершенно лишенного осевых частей тела. Благодаря этому дефекту, дорзальная поверхность туловища значительно отставала в росте по сравнению с вентральной, и это приводило к сильному искривлению оси тела на дорзальную сторону (рис. 3 a_1).

Микроскопические картины вполне соответствуют вышеописанным тотальным препаратам и вместе с тем дают совершенно неожиданные результаты. Граница между неповрежденным передним отделом и деформированным туловищным выступает очень отчетливо. В переднем отделе видны 17—19 хорошо развитых мышечных сегментов, нервная трубка и хорда. Вместе с тем в туловищном отделе после удаления презумптивного туловищно-хвостового зачатка происходит полное восстановление этого отдела. Невидимые на тотальных препаратах миотомы здесь налицо; они тянутся вдоль всего тела до самого конца. Качественно они ничем не отличаются от нормальных; только размеры их значительно меньше. Они по крайней мере в 3 раза меньше нормальных. Благодаря этому граница между нормальными головными миотомами и регенерировавшими туловищными выступает очень резко (рис. 5). При подсчете в этой области оказалось до 26—28 сегментов, что вполне соответствует комплексу миотомов и трансплантата. Таким образом, произошло полное восстановление недостающих сегментов. Хорда на месте экстирпации образует узловатое утолщение с большим скоплением перихордальных клеток, загибается вбок и тянется дальше в каудальном направлении, резко уменьшаясь в диаметре (рис. 6, 7). В некоторых местах она достигает таких незначительных размеров, что едва различима на препаратах.

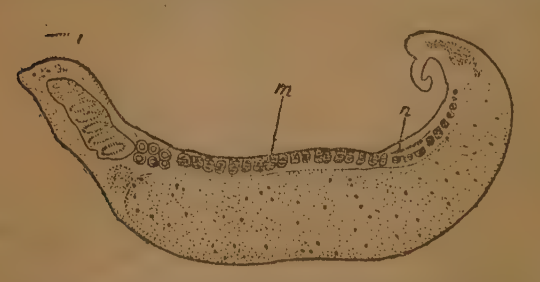


Рис. 6. Сагиттальный разрез через туловищный отдел донора. *n* — регенерировавшая нервная трубка; *m* — регенерировавшие мышечные сегменты

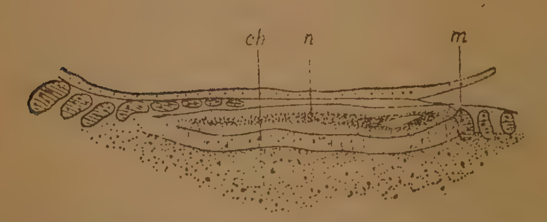


Рис. 7. Сагиттальный срез через донора при большом увеличении. Туловищный отдел весь восстановлен; *m* — регенерировавшие мышечные сегменты; *n* — регенерировавшая нервная трубка; *ch* — регенерировавшая хорда

Микроскопические картины свидетельствуют о сильном ее недоразвитии и происходящих в ней деструктивных процессах. Клетки еще сплошь заполнены желточными зернами, границы между ними неотчетливы, ядра сильно

деформированы, контуры всей хорды неправильны. Медуллярная трубка в месте экстирпации образует небольшое вздутие, за которым резко меняет свой диаметр. Далее в туловищную часть тянется очень тонкая нервная трубка, которая немного не доходит до конца хорды. Она имеет нормальное гистологическое строение и ничем не отличается от нервной системы переднего отдела.

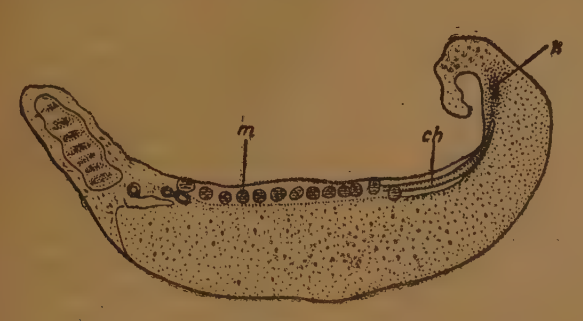


Рис. 8. Сагиттальный разрез через донора. Туловищный отдел восстановлен. *m* — регенерировавшие мышечные сегменты; *ch* — регенерировавшая хорда; *k* — недифференцированные клетки эмбрионального типа

В самом заднем отделе туловища нервная система, хорда и миотомы переходят в массу недифференцированных клеток эмбрионального типа (рис. 7, 8, 9). На сагиттальном разрезе через этот отдел (рис. 9) среди этой массы эмбриональных клеток отчетливо выступает хорда. Она имеет характерное строение: клетки удлинены и расположены правильными рядами, что придает всему органу специфическую исчерченность. К заднему концу хорды тесно примыкают клетки, ядра которых ничем не отличаются от клеток окружающей недифференцированной массы. Очевидно, они являются тем источником материала, из которого дифференцируется хорда. По крайней мере, отсутствие каких бы то ни было митозов в хорде, с одной стороны, и ясно заметные группы клеток, подходящие к самому заднему концу дифференцирующейся хорды, с другой, заставляют предполагать, что здесь имеет место образование хорды из материала клеток недифференцированной массы. То же самое можно сказать и в отношении сомитов. Эмбриональные клетки также непосредственно примыкают к последнему туловищному сомиту, и по степени возрастающей дифференциации сомитов кпереди можно предполагать, что вся масса эмбриональных клеток является общим источником хордо-мезодермальных частей.

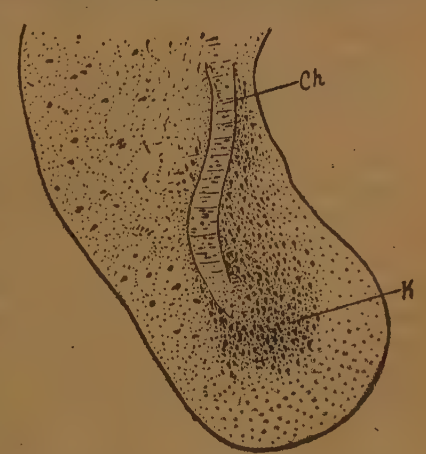


Рис. 9. Сагиттальный разрез через задний отдел туловища (большое увеличение). *ch* — хорда; *k* — эмбриональные клетки

Таким образом, на основании этих опытов можно утверждать, что на стадии средней неврулы происходит регуляция почти всего туловищного отдела. Восстанавливается до 28 мышечных сегментов туловища при наличии

13 головных и 4 переднетуловищных. Однако сказать, за счет чего происходит регенерация осевых частей туловища и как протекает этот процесс на основании только этих данных, очень трудно.

IV стадия. Опыты на следующей стадии поздней неврулы с только что сомкнувшимися медуллярными валиками дают очень интересные результаты, проливающие свет на этот вопрос. Из этой серии опытов будут описаны два случая: опыт D и опыт L. В опыте D после удаления презумптивного туловищно-хвостового зачатка восстанавливается не весь туловищный отдел, как это имело место в предыдущем случае, а только часть его, именно задняя. Повидимому, процесс восстановления к моменту фиксации зародыша не успел продвинуться до конца, и мы имеем дело с начальной стадией регенерации. Не исключена возможность, что частичная регенерация произошла и вследствие того, что в этом случае был экстирпирован больший участок, чем в опыте L. Так или иначе, эти результаты дают нам возможность наметить ход регенераторного процесса, а также говорить об источнике материала, идущего на восстановление утраченных частей.

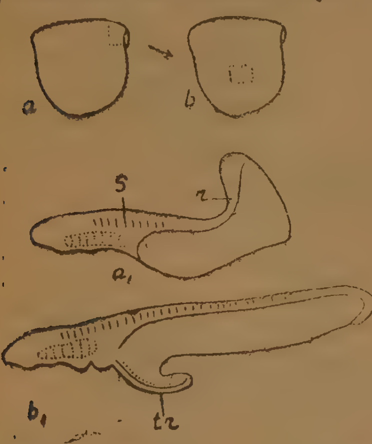


Рис. 10. Результаты опыта трансплантации на стадии IV (поздняя неврула). a — донор; b — реципиент; a_1 — донор через 8 дней; b_1 — реципиент через 8 дней; S — 16—17 передних неповрежденных сегментов донора; r — 14—15 сегментов, регенерировавших в заднем конце. Реципиент — всего сегментов 57—59; tr — трансплантат 26—28

Другой опыт L представляет собою случай полной регенерации недостающих частей.

Для удобства изложения вначале будут описаны оба реципиента (D и L), затем оба донора (D и L).

Реципиент D. Участок презумптивного туловищно-хвостового отдела, трансплантированный в боковую стенку тела зародыша одноименной стадии, на восьмой день давал значительный отдел осевой части туловища. Хвостового зачатка не было, он развивается значительно позднее (рис. 10).

На просветленном тотальном препарате отчетливо обозначены нервная система, хорда и 26—28 мышечных сегментов. Границы миотомов настолько отчетливы, что произвести подсчет сегментов не составляет никакого труда. Топографические соотношения между органами вполне нормальны, что подтверждается поперечным срезом через трансплантат (рис. 11). Нервная трубка, хорда и миотомы налицо и хорошо дифференцированы. На срезах, проходящих в заднем конце трансплантата, хорошо видно, что миотомы в этой области менее дифференцированы, но контуры каждого из них вполне отчетливы. Таким образом, рост и дифференциация трансплантата происходят в каудальном направлении.

Реципиент L. Оперированные зародыши продолжали свое дальнейшее развитие не 8 дней, как это имело место в предыдущем случае, а 10. За это время трансплантат достигал значительных размеров. По внешнему виду он очень напоминал длинное хвостоподобное тело, содержащее значительное количество мышечных сегментов. На заднем конце отчетливо выступает хвостовой плавник, чего во всех предыдущих опытах не наблюдалось. На просветленных тотальных препаратах хорошо видны нервная трубка, хорда и 36—38 мышечных сегментов. Размеры сегментов постепенно убывают кзади, переходя в небольшое скопление недифференцированных клеток

эмбрионального типа. Все вместе взятое, т. е. хвостовой плавник и скопление эмбриональных клеток, очень напоминает картину ранней хвостовой почки. Но утверждать это, имея только один случай, очень трудно. Тем более, что количество неповрежденных передних сегментов донора (19—20) и количество сегментов трансплантата (36—38) составляют в сумме только 55—58 сегментов. Реципиент содержит 75—76 сегментов, из которых 12—13 хвостовых.

Сравнивая общее количество сегментов донора (неповрежденных + трансплантат) с количеством сегментов реципиента, нетрудно видеть, что 58-й сегмент трансплантата соответствует в норме заднему отделу туловища, а не хвоста.

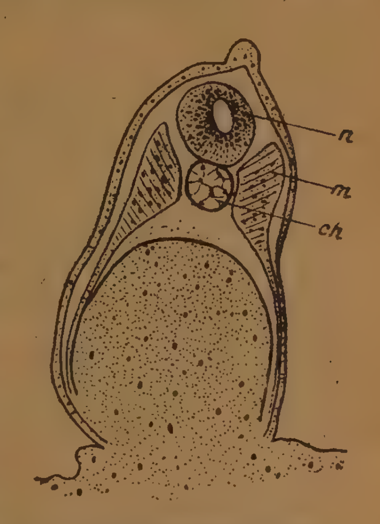


Рис. 11. Поперечный разрез через трансплантат. n — нервная трубка; ch — хорда; m — мышечные сегменты

У донора D на восьмой день после операции наблюдались большая задержка и аномалии в развитии туловищного отдела. Уже прижизненные наблюдения показали, что через 4 дня после операции у зародыша ясно видно резкое несоответствие развития головного отдела и остальных частей тела. Голова и самый передний туловищный отдел выглядят вполне нормально, тогда как остальная часть туловища сильно деформирована и недоразвита (рис. $10a_1$). Она значительно короче, осевая часть тоньше, контуры неправильны. Вследствие дефектов и недостаточного роста в длину осевых частей туловища, по сравнению с брюшными, зародыш, примерно, в середине тела резко изгибается кверху на спинную сторону, образуя почти прямой угол.

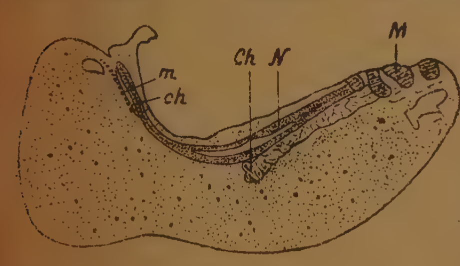


Рис. 12. Сагиттальный разрез через донора. M — неповрежденные мышечные сегменты; N — нервная система; Ch — хорда. На месте ампутационного разреза образуется вздутие. m — регенерировавшие мышечные сегменты в заднем конце тела; ch — регенерировавшая хорда

На просветленных тотальных препаратах в головном отделе отчетливо видны нервная система, хорда, жаберный зачаток и 16—17 хорошо развитых мышечных сегментов, т. е. 13 головных и 3—4 туловищных. Дальше в туловищном отделе мышечные сегменты и хорда внезапно исчезают и на тотальном препарате их не видно; тянется только очень тоненькая нервная трубка. Затем в самом заднем отделе зародыша снова появляются хорда и 14—15 маленьких сомитов. Таким образом, мышечные сегменты и хорда оказываются только в переднем и заднем отделах туловища. Изучение срезов вполне подтверждает вышесказанное. К сожалению, получить сагиттальные разрезы по всей длине зародыша не удается, поэтому на рис. 13 головной отдел изображен не полностью, зато все остальные части удачно попали на срез. Прежде всего бросается в глаза несоответствие между нормальным головным и недоразвитым аномальным туловищным отделами. Зародыш состоит как бы из двух резко разнящихся между собой частей: головного отдела, в котором хорошо видны вполне развитые мышечные сегменты,

нервная трубка нормального диаметра и хорда, и дефектного туловищного отдела, где миотомов и хорды совсем нет. Нервная трубка на границе между

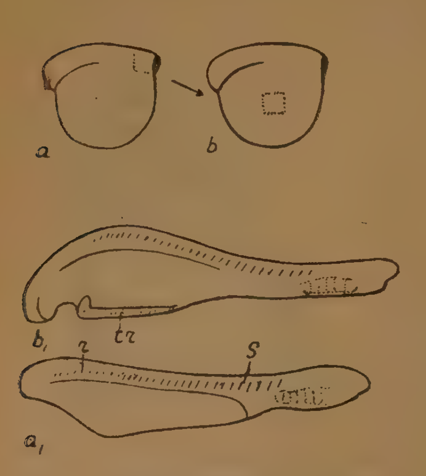


Рис. 13. Результаты опыта на стадии V — начало обособления головы. *a* — донор; *b* — реципиент; a_1 — донор через 7 дней; b_1 — реципиент через 7 дней. Пунктиром отмечен пересаженный участок; *S* — 23—24 передних неповрежденных сегмента донора; *r* — регенерат — 30—34; реципиент — всего 62—64; *tr* — трансплантат — 30—31 сегмент

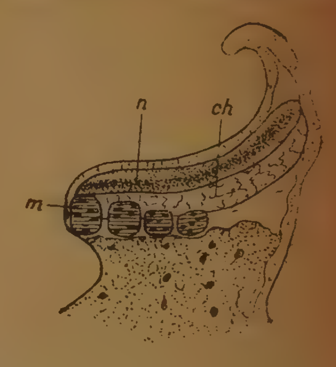


Рис. 14. Сагиттальный разрез через задний конец трансплантата. *n* — нервная трубка; *ch* — хорда; *m* — миотомы

этими двумя отделами, т. е. на месте экстирпации, образует большое вздутие и дальше тянется в каудальном направлении, сильно уменьшаясь в диаметре. Хорда резко обрывается, образует узловатое утолщение на конце, и дальше в туловищном отделе ее не видно.

В самом заднем отделе снова появляются очень тоненькая хорда и 14—15 мышечных сегментов. Таким образом, в средней части туловища имеется только нервная трубка. Хорда и мышечные сегменты отсутствуют.

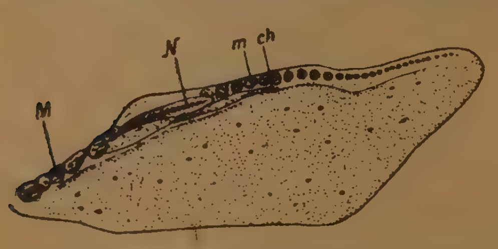


Рис. 15. Сагиттальный разрез через донора. Восстановлен весь туловищный отдел. *M* — неповрежденные мышечные сегменты донора; *N* — нервная трубка; *m* — регенерировавшие мышечные сегменты; *ch* — регенерировавшая хорда

На рис. 12 изображен сагиттальный разрез через задний отдел зародыша при большем увеличении, на котором хорошо видны эмбриональная хорда и сомиты. Последние по мере удаления кзади убывают в размерах и становятся все менее дифференцированными и, наконец, переходят в массу эмбриональных клеток. Такое же сгущение клеток наблюдается и вокруг хорды. По-видимому, это скопление эмбриональных клеток является общим источником для развития и хорды и сомитов.

Таким образом, опыты с неполной регуляцией достаточно ясно показали, что процесс восстановления хорды и сомитов идет от заднего конца тела по направлению к переднему. В нервной трубке регенерация протекает по типу эпиморфоза. Неповрежденная нервная трубка переднего отдела тела врастает в туловищный отдел. Почему в данном случае отрегулирован

только самый задний конец туловища с 14—15 мышечными сегментами вместо недостающих 27—29, сказать трудно. Не лишено вероятности, что процесс восстановления на этой стадии протекает медленнее, чем на предыдущей,

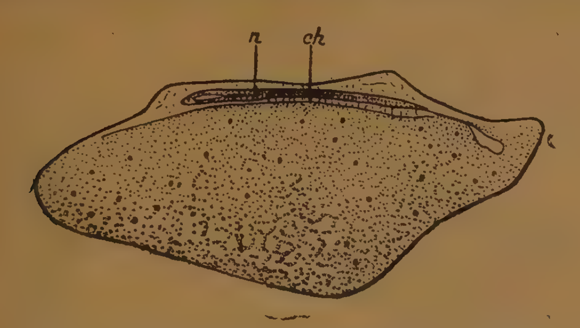


Рис. 16. Сагиттальный разрез через донора. *n* — регенерировавшая нервная трубка, *ch* — регенерировавшая хорда

и потому ко времени фиксации донора успела регенерировать только самая задняя часть туловища.

У донора *L* к одиннадцатому дню произошло настолько полное восстановление недостающей части, что по внешнему виду он мало чем отличается от нормального зародыша. Та же форма и почти те же размеры. Только в дорзальной части туловища по сравнению с неповрежденной передней частью намечается незначительное углубление, свидетельствующее о границе регенерата. В последнем хорошо видны нервная трубка, хорда и 47—49 мышечных сегментов, из которых 11—13 хвостовых.

Итак, опыты *D* и *L* показали, что в результате удаления туловищно-хвостового зачатка на стадии поздней неврулы восстанавливаются к одиннадцатому дню весь недостающий средний и задний отделы туловища, а также хвостовой.

V стадия. Результаты опытов на стадии поздней неврулы с самым началом видимого обособления головы принципиально мало чем отличаются от результатов на предыдущей стадии. Трансплантированный участок хорошо приживляется и к седьмому дню разрастается в значительный отдел туловища, содержащий нервную систему, хорду и до 30—31 мышечного сегмента (рис. 13). Картины сагиттальных разрезов показывают, что все органы имеют нормальное гистологическое строение и ничем не отличаются от соответствующих частей неоперированного зародыша. Нервная система и хорда хорошо развиты, миотомы вполне дифференцированы, топографические соотношения правильны (рис. 14).

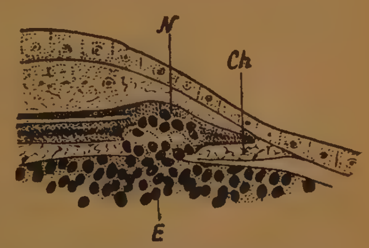


Рис. 17. Сагиттальный разрез через донора. На месте экстирпации *N* — нервная трубка образует вздутие; *E* — кишечная энтодерма: *Ch* — хорда

У донора после удаления презумптивного туловищно-хвостового зачатка произошло полное восстановление недостающих частей. На просветленном тотальном препарате отчетливо видно, как за нормально развитыми головой и передней частью туловища, содержащей 24 мышечных сегмента, тянется в каудальном направлении отрегулировавшаяся часть зародыша. Последнюю нетрудно определить по размерам мышечных сегментов. За 24-м нормально

развитым сегментом следуют 30—34 сегмента значительно меньших размеров. Это уменьшение происходит скачкообразно. Нервная трубка на уровне того же 24-го сегмента образует большое вздутие и дальше тянется в каудальном направлении, сильно уменьшаясь в диаметре. То же самое происходит с хордой.

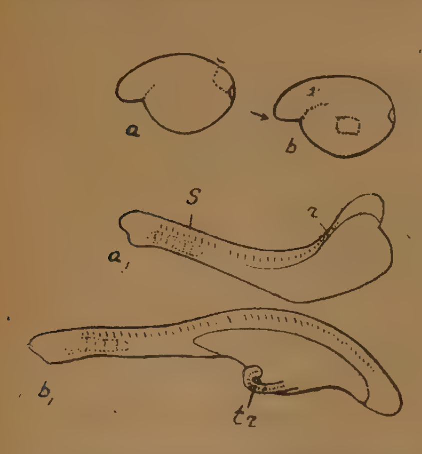


Рис. 18. Результаты опыта трансплантации на стадии VI. *a* — донор; *b* — реципиент; a_1 — донор через 7 дней; b_1 — реципиент через 7 дней. Пунктиром обозначен пересаженный участок; *S* — 26—27 передних неповрежденных сегментов донора; *r* — 22 регенерировавших сегмента; реципиент — всего 63—64; *tr* — трансплантат — 22—23

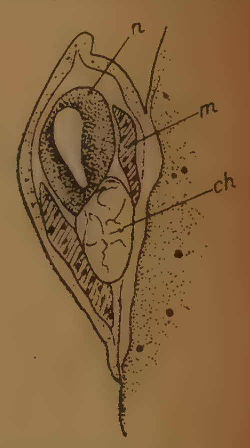


Рис. 19. Поперечный разрез через трансплантат. *n* — нервная трубка; *ch* — хорда *m* — миотомы

Она образует перехват, за которым диаметр заметно становится тоньше. Эти атипические явления, получившиеся в результате экстирпации, на сагиттальных разрезах выступают еще с большей отчетливостью (рис. 15—16). В нервной системе хорошо видны явления распада. Она образует большое вздутие,

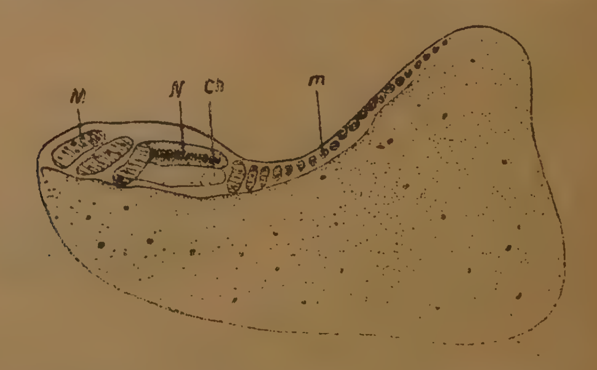


Рис. 20. Сагиттальный разрез через донора. *M* — неповрежденные мышечные сегменты; *N* — неповрежденная нервная трубка; *Ch* — неповрежденная хорда; *m* — регенерировавшие мышечные сегменты

в полости которого беспорядочно разбросаны невробласты с пикнотическими ядрами и крупные желточные зерна. Последние, повидимому, случайно попали сюда из энтодермы при проведении ампутационных разрезов (рис. 17).

Дальше в туловищном отделе тянется регенерирующая нервная трубка, которая простирается почти до самого конца зародыша (рис. 16). Хорда и 36—38 мышечных сегментов, видимых на тотальных просветленных препаратах, ока-



Рис. 21. Сагиттальный разрез через задний конец донора. *n* — регенерировавшая нервная трубка; *ch* — регенерировавшая хорда; *m* — регенерировавшие миотомы

зываются налицо (рис. 15). Регенерировавшие мышечные сегменты, действительно, значительно меньше нормальных, и заметен градиент убывания их размеров кзади.

Итак, после удаления презумптивной туловищно-хвостовой области на стадии самого раннего обособления головы, происходит полное восстановление недостающих осевых частей туловища, т. е. средней и задней.

Презумптивный туловищно-хвостовой зачаток, трансплантированный другому зародышу, дает те же части: средний и задний отделы туловища.

VI стадия. Качественно ничем не отличается от предыдущих стадий. Трансплантированный участок развивается хорошо и к шестому дню после операции разрастается в значительный отдел туловища, содержащий до 23 мышечных сегментов (рис. 18). Хвоста еще нет.

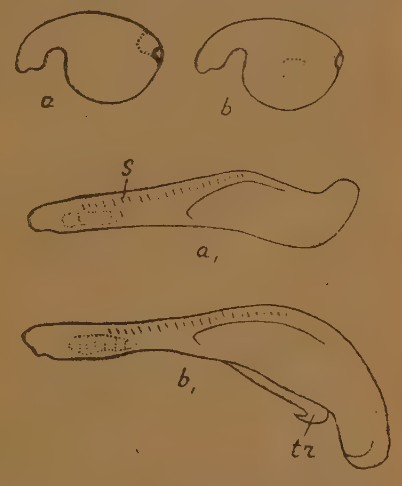


Рис. 22. Результаты опыта трансплантации на стадии VII. *a* — донор; *b* — реципиент; a_1 — донор через 6 дней; b_1 — реципиент через 6 дней. Пунктиром указан пересаженный участок. *S* — 26—27 передних неповрежденных сегментов донора; реципиент всего 66; *tr* — трансплантат — 26—27 сегментов

На поперечных разрезах через трансплантат можно обнаружить все осевые части зародыша, которые почти ничем не отличимы от нормальных. Они имеют правильную форму, нормальные соотношения и уже хорошо дифференцированы. Единственное их отличие от нормальных — это размеры. Они в несколько раз меньше соответствующих органов неоперированных зародышей (рис. 19).

У донора после удаления презумптивного туловищно-хвостового зачатка происходит полная регуляция недостающей части, как раз той, которая представлена в трансплантате.

На просветленном тотальном препарате нетрудно определить границу регенерата. В этом месте зародыш состоит как бы из двух совершенно различных частей: нормально развитой головы и переднего отдела туловища, содержащих нервную систему, хорду и 26—27 мышечных сегментов и отрегулировавшейся остальной части туловища (средней и задней), содержащей 22 мышечных сегмента.

На сагиттальных разрезах вышесказанное вполне подтверждается. 22 регенерировавших мышечных сегмента тянутся вдоль тела, постепенно убывая в размере в каудальном направлении (рис. 20). Хорда и нервная трубка, не видимые на тотальном препарате, оказываются налицо и доходят до самого заднего конца тела, что хорошо видно на сагиттальном разрезе через этот отдел (рис. 21).

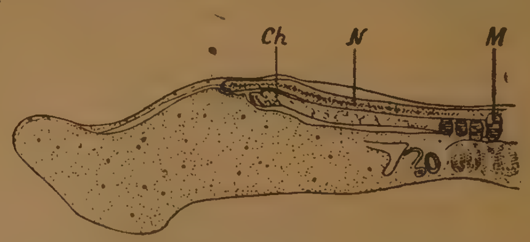


Рис. 23. Сагиттальный разрез через донора. Восстановления не произошло. *N* — нервная трубка; *Ch* — хорда на месте повреждения; *M* — мышечные сегменты

Таким образом, и на этой стадии удаление презумптивного туловищно-хвостового зачатка вызывает полную регуляцию всей этой области.

VII стадия. Результаты этих опытов отличаются от предыдущих тем, что регенеративная способность заднего отдела туловища резко изменяется. После удаления презумптивного туловищно-хвостового зачатка никаких регенеративных явлений не происходит.

Трансплантированный участок развивается хорошо и к шестому дню разрастается в значительный отдел туловища, содержащий до 26—27 мышечных сегментов. Нервная трубка и хорда налицо, отчетливо дифференцированы и ничем не отличаются от нормальных. Хвостового зачатка еще нет. Это видно из того, что общее количество сегментов, составленное из передних неповрежденных сегментов донора (26—28) и сегментов трансплантата (26—27), составляет 52—55 сегментов. При сравнении с реципиентом, имеющим 66 сегментов, оказывается, что это только задний отдел туловища, ибо хвостовой отдел начинается только с 67—69 сегмента.

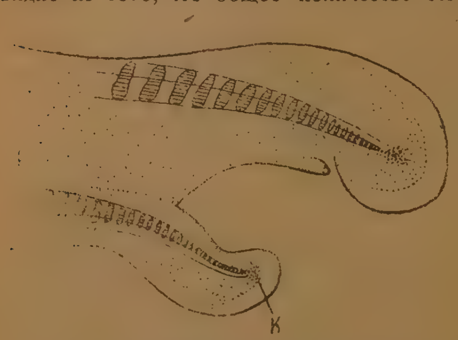


Рис. 24. Задний отдел реципиента с трансплантатом. *K* — сгущение мезодермальных клеток, напоминающее обособление хвостовой почки

В результате удаления туловищно-хвостового зачатка получаются уродливые личинки с укороченным туловищем без осевых органов, с изгибами в заднем отделе тела (рис. 22 *а*). Однако неповрежденные головной отдел и передняя часть туловища развиты совсем нормально. Хорошо видны нервная система, хорда и 26—28 мышечных сегментов (13 головных и 13—15 туловищных), а также жаберный зачаток.

Микроскопическое изучение срезов показало, что задний отдел туловища не обнаруживает никаких следов регенерации и хорда на уровне 26—27 мышечного сегмента резко обрывается, образует утолщение и дальше в туловищном отделе ее не видно. Нервная трубка несколько выступает за конец хорды, что указывает на некоторые явления роста в задней части нервной трубки. Однако это врастание так и не приводит к образованию регенерата (рис. 2б).

VIII и IX стадии тоже не обнаруживают никаких явлений регенерации. Как правило, получаются уродливые зародыши без осевых частей в заднем отделе туловища. На месте дефекта всегда образуются изгибы тела, обращенные на дорзальную сторону зародыша. Вся передняя и средняя части зародыша имеют нормальный вид.

Что касается трансплантата, то он через несколько дней развивается в отдел туловища, содержащий до 22—23 мышечных сегментов. Все осевые органы хорошо выражены и вполне дифференцированы. В заднем отделе трансплантата намечается небольшое сгущение мезодермальных клеток, напоминающее собой обособление хвостовой почки. Одновременно с этим появляется правильно контурированный плавник (рис. 24). Однако утверждать, что с этой стадии начинается образование в трансплантате видимого хвостового зачатка, без дополнительных данных невозможно.

Заключение

На основании изложенных данных по трансплантации и регенерации презумптивного туловищно-хвостового зачатка на разных стадиях развития можно говорить о времени детерминации этого зачатка, а также о характере регенерации его втечение эмбрионального развития.

На всех стадиях развития, кроме I, т. е. поздней гаструлы, пересаженный туловищно-хвостовой зачаток самодифференцируется и дает значительный отдел осевой части туловища. На II стадии — ранней невруле — развивается до 21 мышечного сегмента, на III — средней невруле — 26—29; на IV — поздней невруле — 36—38 (а в случае неполной регенерации — 26—28), на V — 30—31, на VI — 22—23; на VII — обособление головы — 26, 27 и на VIII — 22—23 сегмента.

Соответственно этому у донора в результате удаления этого же зачатка на стадиях III, IV и VI происходит регулятивный процесс, ведущий к восстановлению утраченных частей. На всех последующих стадиях никаких явлений регенерации не наблюдается.

Уже тот факт, что на всех стадиях развития, кроме I (поздней гаструлы), пересаженный туловищно-хвостовой зачаток дает определенный отдел туловища, позволяет заключить, что уже на ранней невруле туловищно-хвостовой зачаток детерминирован настолько, что способен к дальнейшему развитию в условиях трансплантации в индифферентную часть другого зародыша. В условиях нашего опыта, когда фиксация опытного материала происходила на 6—8-й день, трансплантат всегда давал только известный отдел туловища. Это был средний и отчасти передний, либо средний и частично задний или только задний отделы. Лишь в опыте *L* (стадия IV—поздняя неврула), кроме среднего и заднего отделов туловища, намечается некоторое подобие и хвостового. (Этот опыт в отличие от всех остальных длился не 6—8 суток, а 11.)

Отчетливый хвост в трансплантате появляется только на стадии VIII. Из таблицы нетрудно убедиться во всем вышесказанном. В самом деле, на стадии II (ранней неврулы) трансплантат дает 17—21 мышечный сегмент. Донора, к сожалению, нет. Он погиб. Однако представить себе количество сегментов, оставшихся неповрежденными после экстирпации, мы можем. Если на средней и поздней невруле в передней неповрежденной части содержалось количество сегментов от 17 до 19, то на ранней невруле, когда удалялась по

размерам и топографически та же область, оно могло доходить не больше чем до 14—16. Таким образом, 17—21 сегмент (трансплантата) в сумме с 14—16 (передними неповрежденными сегментами донора) составляют 37 сегментов, т. е. передний и средний отделы тела. В норме у пескоройки к моменту образования хвостовой почки содержится 65—68 туловищных миотомов, из которых 13—14 головных.

На стадии III (средней невруле) передний неповрежденный отдел содержит 17—19 мышечных сегментов, трансплантат — 26—29, всего 43—48. Следовательно, и на этой стадии можно говорить, что в трансплантате образовались передний и средний отделы туловища.

IV стадия — поздняя неврула (опыт *L*). Передний отдел содержит 20 сегментов, несколько больше, чем на стадии III; трансплантат 36—38. В общей сложности — 58, что соответствует части переднего, всему среднему и части заднего отделов.

Стадия, на которой производилась операция	Возраст донора и реципиента (дни)	Количество мышечных сегментов				Примечание
		Реципиент (контроль)	Трансплантат	Донор		
				Передний неповрежденный отдел	Регенерат	
I — поздняя неврула	6	—	0	—	0	
II — ранняя неврула	9,5	66	17—21	?	?	
III — средняя неврула	10,5	52—55	26—29	17—19	26—28	Передний + средний отделы тела
IV — поздняя неврула	12	57—59	26—28	16—17	14-15 (задний конец)	Опыт *D*. неполная регуляция
	15	75—76	36—38	19—20	47—49	Опыт *L*.
V — начало обособления головы	16	62—64	30—31	23—24	30—34	Передний + средний + часть заднего
VI	17	63—64	22—23	26—27	22	Средний + часть заднего
VII	18	66	26—27	26—28	0	Срединий + часть заднего
VIII	18—19	63—65	22—23	39—40	0	Задний. В трансплантате хвостовой зачаток

На V стадии передний неповрежденный отдел содержит еще большее количество сегментов — 23—24, что в сумме с 30—31 сегментами трансплантата составляет 55. Опять те же отделы туловища, что и на предыдущей стадии, т. е. часть переднего, весь средний и часть заднего отделов.

На VI стадии количество неповрежденных передних сегментов возрастает еще больше. Теперь оно уже достигает 26—27. В трансплантате — 22—23

сегмента. Сумма 48—50 показывает, что последний 50-й сегмент находится в заднем отделе туловища; следовательно, в трансплантате образовались средний и отчасти задний отделы туловища.

На VII стадии передний неповрежденный отдел — 26, 28 сегментов; трансплантат — 26, 27; всего 52—55 сегментов. Отсюда опять средний и несколько больший, чем на предыдущей стадии, задний отделы туловища.

На VIII стадии передний неповрежденный отдел возрос уже до 39—40 сегментов; трансплантат — 22, 23. Всего — 61, 63 сегмента. Следовательно в трансплантате образовался только задний отдел туловища. Последний 63-й мышечный сегмент трансплантата соответствует в норме последним задним сегментам туловища. С этого момента туловищный отдел можно считать сформированным и, следовательно, можно говорить об образовании хвоста.

И действительно, только на этой VIII стадии в трансплантате появляется довольно отчетливо хвостовая почка, хорошо конструированная хвостовым плавником. До этой стадии она отсутствовала вовсе. Правда, некоторые указания на образование хвостовой почки давал опыт *L* на стадии IV (поздней невруле), но подсчет сегментов в трансплантате и доноре (неповрежденном отделе) показал, что последний сегмент трансплантата соответствует только началу заднего отдела туловища и, следовательно, хвоста не могло еще быть. Во всяком случае для окончательного решения этого вопроса необходима большая длительность послеоперационного периода. Фиксация опытных животных должна происходить, по крайней мере, дней на 7—10 позднее, чем это имело место в наших опытах.

Появление хвостовой почки в трансплантате на стадии VIII — явление вполне ожидаемое. Это хорошо согласуется с данными Hatta (1915), который указывает, что только на 14—15-й день после оплодотворения, т. е. 10—11-й день после замыкания бластопора (поздняя неврула), появляется видимая снаружи хвостовая почка, которая достигает своего окончательного развития к концу 30—32-го дня. В описанном случае (стадия VIII) хвостовая почка в трансплантате появилась на 17—18-й день.

Наши опыты, к сожалению, не дают ответа на вопрос, где находится зачаток хвоста на стадиях II, III, IV, V, VI и VII; успевает ли он переместиться на дорзальную поверхность зародыша к стадии IV и, следовательно, при экстирпации неизбежно попадает в трансплантат и должен дать хвост; или же хвостовая мезодерма представляет собою самую последнюю порцию мезодермы и перемещается на дорзальную поверхность зародыша только к моменту полного сформирования туловища, и тогда мы можем ждать появления хвоста раньше VIII стадии. Решить этот вопрос можно только после дополнительных опытов.

Переходим к анализу хода регенерации на тех же стадиях развития.

На стадии I — поздней гаструле — никакого восстановления не происходит. На стадиях III, IV, V и VI (на стадии II имеется только реципиент, донор погиб) наблюдается полное восстановление утраченных частей. От стадии VI—VII до VIII—IX никакого восстановления не происходит.

От чего зависит такая сложность регенерации презумптивного туловищно-хвостового отдела втечение эмбрионального развития? Почему только на стадиях III, IV, V и VI имеется полное восстановление утраченных частей, в то время как на других его нет?

Нет ничего удивительного, что на поздней гаструле (стадия I) не происходит регуляции. Спинная губа бластопора представляет собою пункт наибольшей интенсивности развития, в котором протекают сложнейшие процессы, определяющие поведение клеток, проходящих через бластопор. В это время происходят перемещение, локализация и дифференциация всех эмбриональных зачатков. Регуляция заторможена этими процессами. Goertler и Shen показали, что поражения в области спинной губы бластопора приводят к невосстановимым дефектам. О торможении регуляции активными процес-

сами, протекающими в критические периоды развития, говорит Светлов.

Если принять во внимание данные Hatta, станет понятным, почему на стадиях III—VI происходит регуляция, которая со стадий VII—VIII внезапно исчезает. Результаты опытов на IV стадии с достаточной ясностью показали, что источником регенерации является мезодерма, расположенная в заднем конце зародыша. За счет этого мезодермального материала происходит восстановление хорды и мышечных сегментов туловища. Откуда же мог взяться этот материал, если вся область дорзальной губы бластопора была пересажена в брюшную стенку другого зародыша и дала значительный отдел осевой части туловища? Вряд ли можно сомневаться в том, что регенерация осуществляется за счет перистомальной мезодермы, которая нормально должна итти на образование хвоста и большей части туловища. По Hatta, она первоначально находится с вентральной стороны от бластопора, а позднее, к моменту закрытия его, по бокам нервнокишечного канала. При экстирпации туловищно-хвостового зачатка этот материал остается неповрежденным, так как удаляется часть, лежащая над ним.

На стадиях III, IV, V и VI этот материал, повидимому, еще окончательно не детерминирован и принимает участие в восстановлении значительного отдела туловища.

Позднее на VII и VIII стадиях, когда процесс локализации и детерминации туловищно-хвостовой мезодермы уже закончился и она полностью переместилась на дорзальную поверхность зародыша, регуляции не происходит. Однако окончательно решить этот вопрос можно только после ряда специальных опытов и ряда данных, которыми мы пока не располагаем.

Отдел морфологии
Всесоюзного института
экспериментальной
медицины

Поступило
15. I. 1944

ЛИТЕРАТУРА

Светлов. Тр. лаб. эксп. зоол. и морфол. жив., 3, 1934.
Bijtel J. H. (a) Roux'Arch., 125, 1939; (b) Roux' Arch., 134, 1936.
Bytinsky-Salz H., Arch. Ital. Anat. et Embriol., 39, 1937.
Goertler K. Roux' Arch. f. Entw., 127, 1927.
Hatta S. Annot. Zool. Japan., 9, 1915.
Oppenheimer J. J. exp. Zool., 73. 1936.
Oppenheimer J. J. exp. Zool., 79, 1938.
Shen G. Roux'Arch., 137, 1938.
Svetlov P. Roux'Arch., 131, 1934.
Vanderbroek C. Arch. Biol., 47, 1936.

O. V. CHEKANOVSKAYA. ON THE DETERMINATION AND REGULATION OF THE TRUNKO-CAUDAL REGION IN LAMPREYS

Summary

Although the main processes of shifting of material related to the formation of the tail-bud in fishes, amphibia and lampreys, are generally alike, time and character of the process of determination of the caudal region in lampreys remains yet to be determined. In connection with the later localisation of the tail-bud in lampreys, as compared with other vertebrates, the following question acquires particular interest, i. e. whether the determination is completed only by the time the tail-bud is formed, or the localization and the determination of the tail-germ of a lamprey takes place in the earlier stages of development. In this connection experiments were undertaken of transplanting the tail germ at different stages of development. Eight stages were selected conditionally: 1-rst — late gastrula; 2nd — early neurula; 3rd mean neurula; 4th — late neurula with medullar fold just closed; 5th —

the very beginning of the apparent localization of head; 6th — head properly localized; 7th — head part wholly differentiated; 8th—lamprey three days before issuing from the egg shells. The experiments have shown that in all stages of development, with the exception of the first one — late gastrula, the transplanted trunko-caudal germ undergoes self-differentiation and develops into a considerable part of the body. In the 2nd stage — early neurula — up to 21 muscular segments are formed; in the 3rd — mean neurula — up to 26–29; in the 4th — late neurula — up to 36—38; in the 5th — 30—31; in the 6th — 22—23; in the 7th — 26–27: in the 8th — 22—23. Accordingly, the removal of this very germ in a donor, if accomplished in the 3rd, 4th, 5th and 6th stages, calls forth a regulatory process, leading to a regeneration of lost parts. No regeneration phenomena were observed in any of the subsequent stages. A well defined tail appeared only in the eighth stage of development.

The appearance of the tail-bud in the transplantate in the stage 8 was fully expected. It complied very well with the data given by Hatta (1915), who stated that the tail-bud as observed on the outside, appeared only on the 14—15th day after the fertilization, that is on the 10—11th day after the closing of the blastopore (late neurula), and reached complete development at the end of the 30—32nd day. In our case the tail-bud appeared in the transplantate on the 17—18th day of the stage 8.

Attempting to analyse the regeneration process in these stages of development we may state that there is nothing to be wondered at that in the late gastrula stage (the 1rst one) no regulation takes place. The dorsal lip of the blastopore is the spot of the maximum intensity of development, where most complicated processes are displayed determining the behaviour of cells which pass through the blastopore. During this period shifting of localization as well as the differentiation of all the embryonic germs occurs. It is by these processes that the regulation is inhibited. Goertler (1925, 1927) and Shen (1928) have shown that an injure in the zone of the dorsal lip of the blastopore leads to irreparable defects. Svetlov (1934, 1935) mentions the inhibition of regulation by active processes which take place in critical periods of development. The data obtained by Hatta enlighten the question why the regulation process present in stages 3—4 suddenly disappears in stages 7—8. The results of experiments accomplished in the stage 4 have shown clearly enough that the source of regeneration is the mesoderm located at the posterior end of the embryo. According to Hatta its place at the beginning is the ventral side of the blastopore, while later on, at the time of closing of the latter, we find it on the sides of the neuro-intestinal tract. After the extirpation of the trunko-caudal germ this material remains intact because the operation affects the area lying above it. In stages 3, 4 5 and 6 this material is not yet completely determinated and participates in the restoration of a considerable part of body.

Later on, in stages 7 and 8, when the process of localization and determination of the trunko-caudal mesoderm is completed, the latter having entirely moved to the dorsal surface of the embryo, no regulation takes place. However final decision of this question is possible only after a series of special experiments which will yield data that up to the present are lacking.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADEMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук № 5, 1944 Classe des sciences biologiques

Р. Л. БЕРГ

ЗАВИСИМОЕ ВАРЬИРОВАНИЕ МУТАБИЛЬНОСТИ И ДОМИНАНТНОСТИ В ПРЕДЕЛАХ ОДНОЙ ЕСТЕСТВЕННОЙ ПОПУЛЯЦИИ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

(*Представлено академиком* **И. И. Шмальгаузеном**)

В 1932 г. Тимофеев-Рессовский показал, что «нормальные» аллеломорфы гена white русской и американской линий *Drosophila melanogaster* отличаются друг от друга по частоте возникновения мутаций под влиянием x-лучей. Эти различия не зависят от генотипической среды, они сохраняются и в одинаковой генотипической среде.

В 1935 г. Muller (b) изучил доминирование «нормальных» аллеломорфов гена white в обеих линиях у триплоидных самок в сочетании с двумя мутантными аллеломорфами гена white. Эта методика позволила обнаружить различия по степени доминантности, которые существуют между обоими нормальными аллеломорфами русской и американской линий дрозофил. Muller показал, что более мутабильный аллеломорф вызывает более светлую окраску глаз, чем аллеломорф, оказавшийся более стабильным. Различие по степени доминантности также зависит от различий самих генов, а не от генотипической среды.

В этой работе впервые была установлена закономерная зависимость между мутабильностью и активностью гена в онтогенезе (степенью его доминирования).

В 1941 г. Нейгауз изучил изменчивость по гену cinnabar в линиях *Drosophila melanogaster* различного географического происхождения. Нейгауз изучал мутабильность с помощью рентгена. Учитывалась частота возникновения видимых мутаций в локусе cinnabar. Активность нормальных аллеломорфов изучалась следующим образом: экстракты из живых мух скармливались личинкам, гомозиготным по генам cinnabar и brown. Мухи, питавшиеся на личиночной стадии экстрактами из мух различного географического происхождения, отличались друг от друга по средней интенсивности окраски глаз. Очевидно, активность нормального аллеломорфа гена cinnabar различна в разных линиях. Сопоставление между мутабильностью и активностью гена показывало, что высокая мутабильность сочетается с низкой активностью, низкая мутабильность — с высокой активностью.

Как в работе Muller, так и в работе Нейгауза зависимость между доминантностью и мутабильностью установлена для отдельных генов.

Я изучила частоту «спонтанного» возникновения и степень доминантности летальных и видимых мутаций в различных популяциях *Drosophila melanogaster*, отличающихся друг от друга по степени и способу изоляции [Берг (a, b, d, e, f)]. Я обнаружила, что обратная корреляция между мутабильностью и доминантностью присуща не только отдельным генам, но характеризует собой генотип в целом. Наиболее убедительно в пользу этого свидетельствуют данные относительно частоты возникновения и степени

доминирования летальных мутаций. В тех популяциях, где частота возникновения летальных мутаций высока, степень доминантности нормы по отношению к летальным мутациям низка (мутации обнаруживают высокую степень доминантности). Напротив, в тех популяциях, где частота возникновения леталей низка, они обнаруживают слабую степень доминантности. Внутренние причины гибели организмов могут быть очень разнообразными, — летальные мутации представляют собой поэтому сборную группу мутаций и, если связь между доминантностью и мутабильностью установлена в отношении этих мутаций, можно утверждать, что она характеризует генотип в целом.

Высокая мутабильность и низкая степень доминантности нормальных признаков наблюдаются в тех популяциях, в которых отдельные очаги размножения мух неполно изолированы друг от друга.

Напротив, в тех популяциях, где отдельные очаги размножения полностью изолированы друг от друга, мутабильность низка, а доминантность нормальных признаков высока (гетерозиготные мутации имеют слабую степень проявления).

Такое соотношение между степенью изоляции, мутабильностью и доминантностью в популяциях позволило выдвинуть предположение относительно формы отбора, которая ведет к повышению мутабильности и снижению доминантности нормальных признаков. Повидимому, это межгрупповой отбор на приспособляемость. Полная изоляция отдельных очагов размножения, исключая возможность межгрупповой конкуренции, приводит к стабилизации, т. е. к снижению мутабильности и повышению стойкости формообразования, в частности к снижению степени проявления гетерозиготных мутаций. При этом мутабильность и доминантность изменяются коррелятивно.

Возникает вопрос: какова природа этой обратной корреляции? Есть ли она результат направленного изменения двух признаков, эволюционирующих независимо друг от друга, или изменение одного признака в течение эволюции ведет за собой изменение другого? Иными словами, представляет ли собой корреляция между доминантностью и мутабильностью селекционную или физиологическую корреляцию?

Сравнение линий и популяций различного географического происхождения друг с другом не может дать ответ на этот вопрос. Необходимо изучить варьирование доминантности и мутабильности в пределах одной популяции. Если в пределах одной популяции мутабильность и доминантность варьируют независимо друг от друга, то закономерное соотношение между ними, которое характеризует различные популяции, следует рассматривать как селекционную, т. е. как результат действия отбора на два независимые друг от друга признака. Если же и в пределах одной популяции варьирование мутабильности сопровождается таким же закономерно согласованным варьированием доминантности, мы вправе утверждать, что обратная корреляция носит физиологический характер.

В 1940 г. я изучила мутабильность популяции *Drosophila melanogaster* г. Каширы (Московская область). Я показала, что в этой популяции существует своеобразный полиморфизм: в нее вкраплены отдельные высокомутабильные линии, резко выделяющиеся на фоне сравнительно низкой мутабильности [Берг (с)]. Одна из таких линий была выделена в опыте по изучению наследования аберраций, найденных в популяции. В этом опыте я анализировала потомство 58 индивидуальных скрещиваний. Одна из 58 линий („Кашира-6") обратила на себя мое внимание большой частотой возникновения мутации yellow (желтое тело). Линия «Кашира-6» происходила от самки, выловленной в естественных условиях и отличавшейся увеличенным числом дорзоцентралей. В ее потомстве было 46 самок и 56 самцов. 4 из ее дочерей индивидуально скрещены со своими братьями. В их потомстве среди 218 самцов встречено 5 мутантных самцов yellow, или 2,29%.

Частота возникновения мутации yellow в каширской популяции 0,078±0,025%. Кроме того, одна из 4 самок первого поколения оказалась гетерозиготной по сцепленной с полом летальной мутации. В ее потомстве было 98♀ и 56♂. Эта летальная мутация возникла в гаметогенезе одного из диких родителей. Дикая самка не была гетерозиготна по сцепленной с полом летальной мутации, как это следует из соотношения полов в ее потомстве.

Из 98 дочерей гетерозиготной по летальной мутации самки 32 были индивидуально скрещены со своими братьями; примерно половина из них оказалась гетерозиготной по летальной мутации, 2 — по мутации yellow и 1 — по сцепленной с полом мутации „маленькие щетинки". Признак „добавочные дорзоцентрали", который характеризовал самку P, оказался не наследственным.

Были поставлены опыты с целью изучить на большем материале частоту возникновения мутаций в этой линии. Результаты их представлены в табл. 1. Частота возникновения сцепленных с полом мутаций в линии „Кашира-6" достоверно отличается от средней частоты возникновения мутации в каширской популяции. Частота возникновения летальных мутаций изучена также в лабораторной линии „Берлин".

Таблица 1

Частота возникновения летальных и видимых мутаций в половой хромосоме в линиях „Кашира-6" и „Кашира" и летальных мутаций в линии „Берлин"

Линия	Частота возникновения мутаций %					
	Летальных	$\frac{\text{Diff.}}{m\ \text{diff.}}$	Видимых	$\frac{\text{Diff.}}{m\ \text{diff.}}$	yellow	$\frac{\text{Diff.}}{m\ \text{diff.}}$
„Кашира-6"	1,51±0,37	$\frac{1,17}{0,39}=3$	0,62±0,14	$\frac{0.41}{0,147}=2,8$	0,224±0,085	$\frac{0,146}{0,089}=1,6$
„Кашира"	0,34±0,13		0,21±0,04		0,078±0,025	
„Берлин"	0,24±0,11		—	—	—	—

Для того чтобы изучить степень доминантности признаков нормального фенотипа в селектированной по высокой мутабильности линии „Кашира-6" по сравнению с низкомутабильными линиями — неселектированной линией „Кашира" и линией „Берлин", было взято три мутации: мутация Lobe², редуцирующая глаза, и две мутации, изменяющие жилкование крыла, plexus-4 и plexus-54, выделенные методом инбридинга из естественной популяции Делижана (Армения). Мухи из мутантных линий скрещивались с мухами из линии „Кашира-6", „Кашира" и „Берлин". В потомстве этого скрещивания мухи разбивались на классы по степени проявления признака, и каждому классу придавалось числовое значение. При изучении степени проявления мутации Lobe² мухи из линии Cy/L² скрещивались с нормальными мухами из изучаемых линий, и их потомки разбивались на три класса: 0 — присутствуют оба глаза, 1 — один глаз отсутствует и 2 — отсутствуют оба глаза.

При изучении степени проявления мутации plexus-4 мухи разбивались на 4 класса: 0 — нормальное жилкование, 1 — точка близ анальной жилки крыла, 2 — маленькая добавочная жилка и 3 — большая добавочная жилка. При изучении степени проявления мутации plexus-54, степень проявления признака при скрещивании со всеми тремя линиями была столь мала, что мухи разбивались всего на три класса: 0 — нормальное жилкование, 1 — веточка на второй поперечной жилке крыла и 2 — веточка на второй попереч-

ной и маленькая добавочная жилка близ анальной жилки. Полученные вариационные ряды обрабатывались обычным способом.

Средняя величина указывает на среднюю степень проявления мутантного признака. Кроме того, может быть подсчитан процент проявления признака. Таким образом учтена как экспрессивность (степень проявления), так и пенетрантность (процент проявления) мутантных признаков при скрещивании с линиями, отличающимися друг от друга по частоте возникновения мутаций.

Результаты опытов приведены в табл. 2, 3 и 4. Из этих таблиц видно, что степень проявления всех трех мутаций больше при скрещивании с мута-

Таблица 2

Проявление мутации Lobe² в первом поколении скрещивания мух из линии Cy/L² с мухами из линий „Кашира-6", „Кашира" и „Берлин"

Степень проявления v	Число мух с указанной степенью проявления признака p			Общее число мух n	Средняя степень проявления (экспрессивность) $M \pm m$	$\frac{\text{Diff.}}{m \text{ diff.}}$	Число глаз	Отсутствие глаз		
	0	1	2					Число	% (пенетрантность)	$\frac{\text{Diff.}}{m \text{ diff.}}$
„Кашира-6"	170	36	16	222	0,31±0,040	$\frac{0,19}{0,041}=4,6$	444	68	15,4±1,7	$\frac{9,5}{1,9}=5$
„Кашира"	229	24	3	256	0,12±0,007		512	30	5,9±0,9	
„Берлин"	225	0	0	225	0		450	0	0	

Примечание. 0 — присутствуют оба глаза; 1 — один глаз отсутствует; 2 — оба глаза отсутствуют.

Таблица 3

Проявление мутации plexus-4 в первом поколении скрещивания мух из линии plexus-4 с мухами из линий „Кашира-6", „Кашира" и „Берлин"

Степень проявления v	Число крыльев с указанной степенью проявления признака p			Общее число крыльев n	Средняя степень проявления (экспрессивность) $M \pm m$	$\frac{\text{Diff.}}{m \text{ diff.}}$	Крылья, проявляющие в F_1 мутантный признак		
	0	1	2				Число	% (пенетрантность)	$\frac{\text{Diff.}}{m \text{ diff.}}$
„Кашира-6"	206	22	2	230	0,11±0,022	$\frac{0,06}{0,022}=2,7$	24	10,4±2,01	$\frac{6}{2,22}=2,7$
„Кашира"	415	18	1	434	0,05±0,002		19	4,4±0,97	
„Берлин"	243	11	0	254	0,04±0,003		11	4,3±1,27	

Примечание. 0 — нормальное жилкование крыла; 1 — веточка на второй поперечной жилке крыла; 2 — веточка на второй поперечной жилке крыла и добавочная жилка близ анальной жилки.

Таблица 4

Проявление мутации plexus-54 в первом поколении скрещивания мух из линии plexus-54 с мухами из линий „Кашира-6", „Кашира" и „Берлин"

Степень проявления v	Число крыльев с указанной степенью проявления признака p				Общее число крыльев n	Средняя степень проявления (экспрессивность) $M+m$	$\frac{\text{Diff.}}{m \text{ diff.}}$	Крылья, проявляющие в F_1 мутантный признак		
	0	1	2	3				Число	% (пенетрантность)	$\frac{\text{Diff.}}{m \text{ diff.}}$
„Кашира-6"	189	43	50	12	294	0,61±0,054	$\frac{0,15}{0,06}=2,5$	105	35,7±2,8	$\frac{5,5}{3,3}=1,7$
„Кашира"	289	109	94	7	696	0,46±0,027	$\frac{0,40}{0,03}=13$	210	30,2±1,7	$\frac{24,9}{1,8}=13,8$
„Берлин"	301	16	1	0	318	0,06±0,013		17	5,3±1,2	

Примечание. 0 — нормальное жилкование крыла; 1 — точка близ анальной жилки крыла; 2 — маленькая добавочная жилка; 3 — большая добавочная жилка.

бильной линией „Кашира-6", чем при скрещивании с линиями „Кашира" и „Берлин". Между линиями „Кашира-6" и „Кашира" существует достоверное различие как по степени проявления, так и по проценту проявления мутации Lobe[2], разница в степени проявления мутаций plexus-4 и plexus-54 и в проценте проявления мутации plexus-4 близка к достоверной, и лишь проценты проявления мутации plexus-54 в линиях „Кашира-6" и „Кашира" не обнаруживают статистически достоверных различий. Однако и здесь процент проявления выше в линии „Кашира-6", чем в линии „Кашира".

Отсутствие статистически достоверных различий зависит, повидимому, от того, что опыт проведен на маленьком материале.

Тем не менее, полученные результаты позволяют утверждать, что стойкость формообразования, частным случаем которой является доминирование нормальных признаков, меньше в линии, характеризующейся высокой мутабильностью по сравнению с линией, где мутабильность низка.

Линия „Берлин" отличается наиболее низкой мутабильностью и наиболее высокой степенью доминирования нормальных признаков (мутации проявляются наименее резко) из всех трех изученных линий.

Эти данные подтверждают, таким образом, существование обратной корреляции между доминантностью и мутабильностью и указывают также на физиологический характер этой корреляции: в пределах одной популяции мутабильность и доминантность варьируют зависимо друг от друга, и то закономерное соотношение между ними, которое характеризует различные популяции, может быть обнаружено и в пределах одной популяции.

Следует, однако, сделать одну оговорку: стойкость формообразования изучалась мною не в генотипе самих линий, а в гибридном генотипе — в потомстве скрещивания нормальных линий с мутантными. Это обстоятельство может повести к сомнению. Возникает вопрос: существуют ли эти различия между линиями или, быть может, они возникают в процессе гибридизации?

Для того чтобы выяснить, не прибегая к скрещиванию, отличаются ли изучаемые линии по стойкости формообразования, я изучила частоту возникновения морфозов во всех трех линиях. Между частотой возникновения морфозов и стойкостью формообразования должна существовать обратная корреляция.

Были поставлены массовые культуры, родители удалены на восьмой день и на девятый день культуры на 12 часов помещены в температуру 0°C.

Таким образом, все стадии развития подвергались воздействию низкой температуры. Число культур и число мух в каждой культуре были одинаковыми для всех трех линий. Большое количество личинок и куколок погибло. Особенно заметна была гибель в линии „Кашира-6“. Вылупившиеся мухи просмотрены под бинокуляром, и учтены все уклонения от нормы. Наиболее часто встречался морфоз „неразвернутые крылья“ — фенокопия мутации club. Результаты этого опыта даны в табл. 5. Наибольшее количество морфозов и, в частности, морфозов „неразвернутые крылья“ встречается в линии „Кашира-6“, здесь их количество доходит до 62,9% для общего числа,

Таблица 5

Частота появления морфозов в линиях „Кашира-6“, „Кашира“ и „Берлин“ и относительная жизнеспособность этих линий под влиянием холода

Линия	Число просмотренных мух	Морфозы			Морфоз „неразвернутые крылья“			Жизнеспособность линий, отнесенная к жизнеспособности линии „Берлин“
		Число	%	$\frac{\text{Diff.}}{m\ \text{diff.}}$	Число	%	$\frac{\text{Diff.}}{m\ \text{diff.}}$	
„Кашира-6“	154	97	62,9±3,89	$\frac{48,2}{4,42}=10,9$	81	52,6±4,02	$\frac{47}{4,25}=11,1$	22,4
„Кашира“	285	42	14,7±2,10		16	5,6±1,36		41,1
„Берлин“	689	167	24,2±1,63		95	13,8±1,31		100

52,6% для морфоза „неразвернутые крылья“. Частота возникновения этого морфоза в 10 раз больше, чем в „Кашире“. В линии „Берлин“ морфозы возникают, вопреки ожиданиям, чаще, чем в „Кашире“. Однако это различие только кажущееся, оно основано на различном соотношении между разными типами фенокопий в линии „Берлин“ по сравнению с другими изученными линиями. Это станет ясным, если мы обратимся к относительной жизнеспособности линий. Гибель особи под влиянием неблагоприятных условий развития можно рассматривать так же, как морфоз, как фенокопию летальной мутации. Чем больше частота возникновения таких „морфозов“, тем меньше жизнеспособность линии в условиях сублетального воздействия. В линии „Берлин“ частота возникновения таких морфозов наименьшая, жизнеспособность линии наибольшая, — на это указывает наибольшее число вылупившихся мух. Наименьшая жизнеспособность присуща линии „Кашира-6“, она составляет всего 22,4% от жизнеспособности берлинской линии.

Большая мутабильность линии „Кашира-6“ коррелирована с низкой доминантностью признаков нормального фенотипа, с большой частотой появления морфозов, с низкой жизнеспособностью под влиянием сублетального воздействия холода.

Линии „Кашира“ и „Берлин“ отличаются сравнительно низкой мутабильностью и высокой стойкостью формообразования. Эта более высокая стойкость формообразования проявляется как в отношении внешних, так и внутренних факторов развития (мутаций)[1], результатом ее является высокая жизнеспособность в условиях сублетального воздействия холода.

Закономерное соотношение между мутабильностью и доминантностью (способностью к внутриклеточным регуляциям) может быть обнаружено как

[1] Существование закономерного соотношения между доминантностью и стойкостью формообразования по отношению к внешним воздействиям предполагали Müller (a) u. Wright. Экспериментально оно было доказано Plunkett.

при сравнении линий различного географического происхождения [Берг (d)], так и в пределах одной популяции. Это указывает на физиологический характер корреляции.

Выводы

Изучение различных популяций *Drosophila melanogaster* показало, что между доминантностью и мутабильностью нормальных признаков существует обратная зависимость. Можно объяснить существование этой корреляции двояким путем: либо оба признака эволюируют независимо друг от друга, но отбор изменяет один признак в одном направлении, другой в противоположном направлении (селекционная корреляция); либо изменение одного из признаков в течение эволюции ведет к изменению другого (физиологическая корреляция).

Для решения того, к какому типу относится корреляция между доминантностью и мутабильностью у *Drosophila melanogaster*, было предпринято изучение варьирования этих свойств в пределах одной популяции. Если в пределах одной популяции мутабильность и доминантность варьируют независимо друг от друга, то закономерное соотношение, которое вскрывается между ними при сравнении различных популяций, следует отнести за счет действия отбора на два независимые друг от друга признака. Если же в пределах одной популяции варьирование мутабильности сопровождается таким же закономерным варьированием доминантности, мы вправе утверждать, что обратная корреляция носит физиологический характер.

Из популяции г. Каширы была выделена линия („Кашира-6"), отличавшаяся высокой мутабильностью (табл. 1), эта линия сравнивалась по доминантности (табл. 2, 3, 4) и по частоте возникновения фенокопий под влиянием холода (табл. 5) с исходной каширской популяцией. Оказалось, что линия „Кашира-6" отличается от линии „Кашира" не только большой мутабильностью, но и низкой доминантностью признаков нормального фенотипа, большой частотой появления морфозов и низкой жизнеспособностью под влиянием сублетального воздействия холода. Для сравнения была привлечена еще лабораторная линия „Берлин" Она характеризуется низкой мутабильностью, высокой доминантностью, большей стойкостью по отношению к холоду. Соотношение типов морфозов в линии „Берлин" иное, чем в Кашире.

Закономерное соотношение между мутабильностью и доминантностью может быть обнаружено как при сравнении линий различного географического происхождения, так и в пределах одной популяции. Это указывает на физиологический характер корреляции.

Институт Эволюционной морфологии
им. акад. А. Н. Северцова
Академии Наук СССР

Поступило
22. X. 1942

ЛИТЕРАТУРА

Берг Р. Л. (a) Дисс. Лен. гос. ун-т, 1939; (b) рефераты раб. учр. Отд. биол. наук АН СССР, 1940; (c) ДАН, **36**, 4—5, 171, 1942; (d) Корреляция между мутабильностью и регуляторной способностью организма и ее эволюционное значение (рукопись) (e) Изв. АН, сер. биол., 2, 1944; (f) Различная частота возникновения мутации „yellow" в разных популяциях *Drosophila melanogaster* (рукопись).

Нейгауз М. Е., ДАН, **30**, 161, 1941.

Timofeeff-Ressovsky M. W., Biol. Zbl; **52**, 468, 1932.

Müller, H. J. (a), Proc. VI Int. Congr. Gen., **1**, 213, 1932; (b) J. Gen., **30**, 407, 1935.

Plunkett C. R. Proc. VI, Int. Congr. Gen., **2**, 156, 1932.

Wright S., Amer. Nat., **68**, 24, 1934.

R. L. BERG. THE DEPENDENT VARIABILITY OF MUTABILITY AND DOMINANCE WITHIN A SINGLE FREE LIVING POPULATION OF *DROSOPHILA MELANOGASTER*

Summary

Investigation of various populations of „Drosophila melanogaster" has shown that a reverse correlation exists between the dominance and the mutability of normal characters. The existence of such a correlation may have two explanations: either both characters are evoluating independently from each other, but the selection alters them in opposite directions (selective correlation), or the change in one of the characters in the process of evolutoni leads to the change in the other one (physiological correlation).

In order to decide to wich type the correlation between the dominance and mutability observed in the population of *Drosophila melanogaster* may be referred, an investigation was undertaken of the variability of these characteristics within a single population. If within a single population the mutability and the dominance are varying independently from each other, then it is the action of selection of two characters independent from each other that would account for the regular correlation revealed between them in comparing various populations. If on the other hand the variability of the mutability within a single population is followed by a similarly regular variability of dominance, then we are justified in stating that the reverse correlation is of a physiological nature.

From the population of the town Kashira a line „Kashira-6" was chosen characterized by high mutability (table 1); this line was compared with the original „Kashira" line as to the dominance (tables 2, 3 and 4) and frequency of occurrence of phenocopies under the action of low temperature treatment (table 5). It appeared that the line „Kashira-6" distinguished from the line „Kashira" not only by a high mutability, but also by a low dominance of characters of a normal phenotype, by a high frequency of manifestation of morphosis (phenocopies) and by a low vitality under the action of sublethal low temperatures. Another line — the laboratory line „Berlin" — was chosen for comparison. It is characterized by a low mutability, high dominance and increased stability against low temperature. The correlation of types of morphoses in the line „Berlin" is different from that of the line „Kashira".

The regular correlation between the mutability and dominance may be revealed both by comparing lines of different geographical origin, as well as within a single population. This fact proves the physiological nature of the correlation.

Подписано к печати 23/II 1945 г. Печ. л. 3,5 + 3 вкл. Уч.-изд. л. 5,5. М 00839.
Тираж 1450 + 50 отд. оттисков. Заказ № 634.

4-я типография им. Евг. Соколовой треста «Полиграфкнига» ОГИЗа при СНК РСФСР,
Ленинград, Измайловский пр., 29.

Цена 9 руб.